

**Mecanismos de tolerancia a sequía
y sus efectos sobre la habilidad competitiva de pastos
de la estepa patagónica**

*Tesis presentada para optar al título de
Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

Luciana Laura Couso

Licenciada en Ciencias Biológicas
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales,
Universidad de Buenos Aires
2004

Lugar de trabajo:
Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas
vinculadas a la Agricultura



FAUBA

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Roberto J. Fernández

Ing. Agrónomo (UBA)

Doctor (Duke, EEUU)

Co-director

Rodolfo A. Golluscio

Ing. Agrónomo (UBA)

Doctor (UBA)

Consejero de Estudios

Laura Yahdjian

Lic. Ciencias Biológicas (UBA)

Doctor (UBA)

JURADO DE TESIS

Director de tesis

Roberto J. Fernández

Ing. Agrónomo (UBA)

Doctor (Duke, EEUU)

JURADO

Ignacio M. Barberis

Ing. Agrónomo (UNR)

Doctor (Cambridge, Inglaterra)

JURADO

Diego F. Steinaker

Lic. Ciencias Biológicas (Universidad de Córdoba)

Doctor (University of Regina, Canadá)

JURADO

Fernando J. Valladares

Lic. Ciencias Biológicas (Universidad Complutense de Madrid, España)

Doctor (Universidad Complutense de Madrid, España)

Fecha de defensa de la tesis: 22 de marzo de 2011

Agradecimientos

Quiero agradecer en primer lugar a mi comité por guiarme a lo largo de este recorrido.

A los jurados por los comentarios que han enriquecido mi trabajo pero sobre todo me han señalado nuevos caminos para seguir construyendo.

A UBA, a CONICET y AGENCIA que financiaron el proyecto.

Especialmente a la Facultad de Agronomía, UBA y al IFEVA por facilitarme no sólo el espacio sino el mejor ambiente de trabajo y la valiosa posibilidad de interactuar con personas que resultaron imprescindibles en los diversos aspectos de mi formación.

A toda la gente del INTA de Trelew y del INTA Río Mayo que siempre me facilitaron el trabajo. A Mariano, Gonzalo, Luciana, Martín, Genoveva, Germán, Julián, Laura, Pablo, Inés y Esteban que me acompañaron y ayudaron en el trabajo de campo y que aún con los pies fríos y los ojos llenos de arena se animaron a juntar semillas, medir y regar plantas siempre contra el viento y, en algunos casos extremos, hasta contar macollos.

A Martín Aguiar y a Marcos Texeira porque gracias a sus trabajos y participación fue posible realizar una parte fundamental de mi tesis.

A mi director Roberto Fernández por su presencia constante en la oficina y en el campo y sobre todo por los prolongados y agotadores debates conceptuales que me han alimentado el espíritu lúdico-científico. A estas reuniones les debo la convicción de que todo puede ser pensado, evaluado, contrastado y discutido.

A Esteban Fernández y a Luciana Pizzorno porque empezamos trabajando juntos y después seguimos y mientras tanto nos hicimos amigos y seguimos acompañándonos en un lado y en el otro y porque siguen estando y estarán en todas esas cosas.

A mis amigos, ellos saben de quienes estoy hablando, saben que son los que me hacen bien los que me han bancado mi monotematismo tesístico, mis viajes al campo (hasta en modalidad presencial), las películas esas que vienen de países que hasta para Germán deben ser difíciles de encontrar en el mapa. Los bailes, la música con lamentos monocordes, a las maravillosas comidas gourmet que me han preparado y que aseguraron la continuidad del funcionamiento de mis neuronas. A Chez Bigan y la Comisión Organizadora de Eventos y sobre todo a esa generosidad afectiva a la que me tienen acostumbrada aún en los momentos más críticos.

Al flamenco (y las flamencas) que aunque muchas veces abandoné, siempre volví para renovar el cuerpo y la cabeza. Gracias por salvarme del sedentarismo en el sentido más amplio.

No quiero dejar de mencionar a Osvaldo A por su labor fundamental. A mis profesores de escritura que me ayudaron a canalizar mi necesidad de escribir con muuuchos adjetivos.

Y.

A mi familia. Por su esencial presencia. Por estar como sea conmigo aunque estuvieran lejos, porque sé que pase lo que pase ellos están siempre con su amor. Son los que transforman lo más difícil en algo que no lo es tanto. Me hace feliz tenerlos conmigo.

Declaración

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

ÍNDICE GENERAL

CAPÍTULO 1- Introducción general	1
1.1 Marco conceptual	1
Mecanismos de coexistencia: tolerar y competir	1
Disponibilidad de agua y nichos ecológicos	3
La estepa patagónica	4
1.2 Objetivos	6
Objetivos generales	6
Objetivos particulares	6
1.3 Sistema de estudio	7
1.4 Aproximaciones experimentales y organización de la Tesis	13
CAPÍTULO 2- Plasticidad y mecanismos de tolerancia a sequía	15
2.1 Introducción	15
Hipótesis 2.1	18
Hipótesis 2.2	18
2.2 Materiales y métodos	20
Dispositivo	20
Diseño experimental	22
Material vegetal	22
Protocolo de mediciones	22
Variables respuesta	23
Análisis de datos	24
2.3 Resultados	25
2.4 Discusión	32

Ranking de tolerancia a sequía.....	34
CAPÍTULO 3-Tasas de crecimiento relativo máximo y estrategias de tolerancia a sequía-----	37
3.1 Introducción.....	37
Hipótesis 3.1.....	43
Hipótesis 3.2.....	43
3.2 Materiales y métodos.....	44
Material vegetal.....	44
Protocolo y variables.....	44
Período de mediciones para el cálculo de $RGR_{m\acute{a}x}$	46
Análisis de datos.....	48
3.3 Resultados.....	49
Ranking de $RGR_{m\acute{a}x}$	49
Ranking de SLA y SRL.....	54
3.4 Discusión.....	57
CAPÍTULO 4-Competencia por agua: habilidades en el corto plazo y resultados en el largo plazo-----	61
4.1 Introducción.....	61
4.1a- Experimento 3.....	64
Hipótesis 4.1.....	64
4.1b- Experimento 4.....	65
Hipótesis 4.2.....	65
4.2 Materiales y métodos: Experimento 3, competencia en el corto plazo.....	66
Diseño experimental y protocolo de mediciones.....	66

Análisis de datos.....	68
4.3 Resultados: Experimento 3, competencia en el corto plazo.....	69
4.4 Materiales y métodos: Experimento 4, competencia en el largo plazo.....	72
4.4.1 Diseño experimental y protocolo de mediciones.....	72
4.4.2 Análisis de datos.....	76
4.4.3 Modelo de matrices de transición.....	77
Estructura estacionaria de la comunidad.....	77
Transiciones sucesionales a escala poblacional.....	77
Transiciones sucesionales a escala de la comunidad.....	78
Dinámica sucesional.....	79
Entropía, complejidad y predecibilidad de la sucesión...	80
Convergencia de la comunidad al régimen estacionario...	81
4.5 Resultados: Experimento 4, competencia en el largo plazo.....	82
Estructura estacionaria de la comunidad.....	82
Transiciones sucesionales a escala poblacional y comunitaria.....	84
Dinámica sucesional.....	86
Entropía, complejidad, predecibilidad de la sucesión y convergencia de la comunidad al régimen estacionario.....	88
4.6 Discusión.....	90
 CAPÍTULO 5- Discusión general-----	95
Resumen de los resultados principales.....	95
Análisis por objetivo.....	95
Análisis por especie.....	97
<i>Pappostipa speciosa</i>	97

<i>Bromus pictus</i>	97
<i>Poa ligularis</i>	98
<i>Festuca pallescens</i>	98
Ecofisiología y habilidad competitiva.....	98
Habilidad competitiva y disponibilidad de recursos.....	100
“Movilidad” y variabilidad espacial.....	101
Variabilidad temporal.....	102
Coexistencia y nicho ecológico.....	103
Se propone.....	105
CONCLUSIONES -----	107
REFERENCIAS -----	111
APÉNDICES -----	125

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO 1- Introducción general

Figura 1.1: Fotos de las gramíneas representantes de la comunidad del coironal: *Bromus pictus* (1), *Poa ligularis* (2) y *Pappostipa speciosa* (3). Esta comunidad se encuentra en una región dentro del Distrito Occidental de la Provincia Fitogeográfica Patagónica en donde la precipitación media alcanza los 137 mm anuales. Fotos tomadas en la localidad de Río mayo, provincia de Chubut, gentileza Pamela Graff y Gastón Oñatibia.-----9

Figura 1.2: Foto de la gramínea dominante en la comunidad de festucal: *Festuca pallescens*. Esta comunidad se encuentra dentro del Distrito Subandino de la Provincia Fitogeográfica Patagónica región en la cual la precipitación media anual alcanza los 400 mm. Foto obtenida de: http://saximontana.lakeheadu.ca/andean/Festuca%20pallescens/IMG_5051.JPG-----9

Mapa 1.1: Mapa de la distribución de las distintas unidades de vegetación. En color VERDE: estepa arbustivo-graminosa del distrito Occidental Patagónico de donde provienen las tres especies del coironal (*B. pictus*, *P. ligularis* y *P. speciosa*). En color ROJO: estepa graminosa del Distrito Subandino Patagónico de donde proviene la cuarta especie estudiada (*F. pallescens*). Reproducido de: Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina (León *et al.* 1998).-----11

Tabla 1.1: Comparación de xeromorfismo entre especies según datos bibliográficos. Se comparan las tres especies de pastos provenientes de la comunidad del coironal (*B. pictus*, *P. ligularis* y *P. speciosa*). Se incluyó: contenido porcentual de nitrógeno [N (%)], contenido porcentual de lignina [lignina(%)], relación entre el contenido de lignina y de nitrógeno (lignina/N), tasa de descomposición (K), relación carbono nitrógeno en hojas (C:N hoja), palatabilidad y porcentaje de cobertura y frecuencia de aparición de las especies.-----12

CAPÍTULO 2- Plasticidad y mecanismos de tolerancia a sequía

Figura 2.1: Representación de las normas de reacción para dos genotipos o especies A y B. La norma de reacción representa los cambios en una determinada característica o rasgo fenotípico (e.g biomasa, altura, largo de hoja) en respuesta a un cambio en el ambiente (e.g contenido de nitrógeno del suelo, disponibilidad de agua). Cada especie o genotipo responde de manera diferente ante un mismo cambio ambiental y ello se refleja en diferencias en las normas de reacción. La pendiente de la norma de reacción representa la plasticidad de un determinado genotipo, en la característica estudiada, en respuesta al cambio en el ambiente. En este caso la especie o genotipo A (línea continua) es más plástica en la característica fenotípica evaluada que la especie o genotipo B (línea punteada).-----15

Figura 2.2: Variables respuesta medidas a escala de hoja, macollo y planta completa y su interrelación (modificado de Chapman y Lemaire 1993 y Hirata y Pakiding 2002). Por un lado están aquellos rasgos directamente asociados con el *fitness*, a ellos se lo denominó rasgos “de producción”: número de macollos, biomasa aérea y biomasa total (en recuadros). Los rasgos cuya asociación con el *fitness* es más indirecta y que se encuentran mayormente asociados con los mecanismos de respuesta ante cambios en el ambiente, se los denominó rasgos “mecanísticos”: tasa de elongación y de senescencia foliar (TEF y TSF), macollaje, longitud de hoja, biomasa radical, biomasa por macollo y relación entre la biomasa aérea y la radical (sin recuadrar y en **negrita**).-----17

Figura 2.3a: Representación esquemática de la hipótesis de trabajo 2.1 (Hip 1-Cap 2) y de las predicciones derivadas de la misma. Se espera que especies de pastos que coexisten en el coironal presenten diferencias de plasticidad acorde con sus caracteres xeromórficos.-----19

Figura 2.3b: Representación esquemática de la hipótesis de trabajo 2.2 (Hip 2-Cap. 2) y de las predicciones derivadas de la misma. Se espera que especies de pastos que provienen de ambientes contrastantes en precipitación anual como son el coironal (137 mm anuales) y el festucal (400 mm anuales) presenten diferencias de plasticidad en sus caracteres fenotípicos.-----19

Figura 2.4: Esquema del dispositivo de subirrigación utilizado para imponer sequía. La altura del pelo de agua (ALTURA) determina la disponibilidad de agua para las plantas. Se trata de un sistema compuesto por un material sólido poroso por el cual asciende el agua por capilaridad (imagen de la derecha). Sobre él se colocan las macetas con fondo permeable lo que permite el pasaje de agua y nutrientes desde el contenedor hasta la maceta pero no el pasaje de raíces fuera de la maceta.-----21

Figura 2.5: Tratamientos de disponibilidad de agua utilizados. Se generó un gradiente de cuatro niveles de disponibilidad de agua los cuales se mantuvieron constantes durante todo el ensayo. El nivel de mayor sequía corresponde al de 27 cm de altura del pelo de agua, luego hay dos niveles de disponibilidad intermedios de 20 y 13 cm de altura y por último el testigo sin limitación hídrica de 6 cm de altura del pelo de agua.-----21

Tabla 2.1: Tabla de resultados del análisis de varianza (ANVA). Se evaluó la respuesta de las 4 **especies** (factor 1: especie) ante diferentes niveles de disponibilidad de **agua** (factor 2: sequía) y su **interacción** (sequía × especie) para las variables respuestas detalladas en la Figura 2.2. N= 64 para todas las variables menos para TSF cuyo N= 42. A escala de hojas se estudió: tasa de elongación foliar, tasa de senescencia foliar y largo de hoja. A escala de macollo: biomasa por macollo, tasa de macollaje y número de macollos. A escala de planta completa: biomasa aérea, radical, total y relación aéreo/radical. Los niveles de significación utilizados: (*p < 0,05; ** p < 0,001).-----25

Figura 2.6: Normas de reacción de las 4 especies de gramíneas estudiadas para los 3 rasgos fenotípicos a escala de hoja. Panel 1: tasa de elongación foliar en función del gradiente de sequía (desde mayor sequía: nivel 27 cm de altura del pelo de agua, hasta testigo: nivel 6 cm de altura; ver Figura 2.5). Panel 2: Largo final de hoja en función del gradiente de sequía y Panel 3: tasa de senescencia foliar en función del gradiente de sequía. Especies: *Bromus pictus* (Bp) en color azul, *Festuca pallescens* (Fp) en color rojo, *Poa ligularis* (Pl) en color verde y *Pappostipa speciosa* (Ps) en color amarillo.-----27

Figura 2.7: Normas de reacción de las 4 especies de gramíneas estudiadas para los 3 rasgos fenotípicos a escala de macollo. Panel 1: Número de macollos y tasa de producción de los mismos (macollaje) en función del gradiente de sequía (desde mayor sequía: nivel 27 cm de altura del pelo de agua, hasta testigo: nivel 6 cm de altura; ver Figura 2.5). Panel 2: Biomasa por macollo en función del gradiente de sequía. Especies: *Bromus pictus* (Bp) en color azul, *Festuca pallescens* (Fp) en color rojo, *Poa ligularis* (Pl) en color verde y *Pappostipa speciosa* (Ps) en color amarillo.-----28

Figura 2.8: Normas de reacción de las 4 especies de gramíneas estudiadas para los 4 rasgos fenotípicos a escala de planta completa. Panel superior izquierdo: biomasa aérea en función del gradiente de sequía (desde mayor sequía: nivel 27 cm de altura del pelo de agua, hasta testigo: nivel 6 cm de altura; ver Figura 2.5). Panel superior derecho: Biomasa radical en función del gradiente de sequía. Panel inferior izquierdo: biomasa total en función del gradiente de sequía. Panel inferior derecho: relación entre la biomasa aérea y la radical (partición) en función del gradiente de sequía. Especies: *Bromus pictus* (Bp) en color azul, *Festuca pallescens* (Fp) en color rojo, *Poa ligularis* (Pl) en color verde y *Pappostipa speciosa* (Ps) en color amarillo.-----30

Figura 2.9: Índice de plasticidad propuesto por Valladares *et al.* (2000), $IP = (M_{\text{máx}} - M_{\text{mín}}) / M_{\text{máx}}$. Se representan los promedios por especie incluyendo todos los rasgos mecanísticos y de crecimiento por separado y en conjunto (total). Panel 1: promedio de IP para todos los rasgos mecanísticos (TEF, TSF, largo hoja, biomasa macollo, biomasa raíces, partición). Panel 2: promedio de IP para todos los rasgos de producción o de *fitness* (biomasa aérea, biomasa total, N° de macollos). Panel 3: promedio de IP de todos los rasgos en conjunto. *B. pictus* (Bp), *F. pallescens* (Fp), *Poa ligularis* (Pl) y *P. speciosa* (Ps).-----31

Figura 2.10: Índice de plasticidad propuesto por Valladares *et al.* (2000), $IP = (M_{\text{máx}} - M_{\text{mín}}) / M_{\text{máx}}$ de las 4 especies para cada uno de los rasgos evaluados. En el cuadrante derecho se presentan los rasgos directamente asociados con el *fitness*, rasgos de producción: biomasa aérea, biomasa total y número de macollos. En el cuadrante de la izquierda, se muestran los rasgos mayormente asociados con los mecanismos de respuesta ante cambios en el ambiente, rasgos mecanísticos: tasa de elongación foliar, largo de hoja, biomasa por macollo y partición. *Bromus pictus* (Bp), *Festuca pallescens* (Fp), *Poa ligularis* (Pl) y *Pappostipa speciosa* (Ps).-----33

Figura 2.11: Mortalidad como proporción de plantas muertas en cada nivel hídrico (desde testigo: nivel 6 hasta sequía extrema: nivel 27). *B. pictus* (Bp), *F. pallescens* (Fp), *P. ligularis* (Pl) y *P. speciosa* (Ps).-----36

CAPÍTULO 3- Tasas de crecimiento relativo máximo y estrategias de tolerancia a sequía

Figura 3.1: Resumen de las relaciones encontradas en la bibliografía, entre el RGR, la sequía y diversas variables de las plantas vinculadas con ambas. FLECHAS: los signos positivos de las flechas indican correlaciones positivas entre las características, los signos negativos indican correlaciones negativas y los 0 indican falta de correlación. BIBLIOGRAFÍA: la bibliografía asociada con cada flecha se encuentra detallada en el recuadro correspondiente. Las citas en *cursiva* son las correspondientes a las correlaciones negativas, las citas subrayadas a las neutras y en **negritas** están indicadas las citas correspondientes a correlaciones positivas.-----41

Figura 3.2a: Representación esquemática de la hipótesis de trabajo 3.1 (Hip 1-Cap 3) y de las predicciones derivadas de la misma. Se espera que especies de pastos que coexisten en el Coironal presenten diferencias en su tasa de crecimiento relativa máxima ($RGR_{m\acute{a}x}$) acorde con sus caracteres xeromórficos.-----43

Figura 3.2b: Representación esquemática de la hipótesis de trabajo 3.2 (Hip 2-Cap. 3) y de las predicciones derivadas de la misma. Se espera que especies de pastos que provienen de ambientes contrastantes en precipitación anual como son el coironal (137 mm anuales) y el festucal (400 mm anuales) presenten diferencias en $RGR_{m\acute{a}x}$.-----43

Caja 1: Preliminar $RGR_{m\acute{a}x}$, estimación de tiempo y porcentaje de emergencia.-----44

Tabla 3.1: Tabla de variables incluidas en el capítulo a escala planta completa, porción aérea y porción radical. Abreviaturas, unidades y su significado. En *itálica* se encuentra la única variable que no ha sido estimada en el presente trabajo.-----46

Figura 3.3: Biomasa total en mg (presentado en escala logarítmica) en función del tiempo para las 4 especies estudiadas y para dos períodos. Panel superior derecha: *P. speciosa*. Panel superior izquierdo: *B. pictus*. Panel inferior derecho: *F. pallescens* e inferior izquierdo: *P. ligularis*. En línea continua se observan las regresiones correspondientes al período completo: 0 a 24 días postemergencia. En línea punteada se encuentran las regresiones correspondientes al período de 0 a 14 días postemergencia.-----47

Tabla 3.2: Comparación para cada especie de las regresiones obtenidas para los dos períodos analizados: 0 a 24 días y 0 a 14 días. En primer lugar se observan los valores de las pendientes de las regresiones y el valor p de la comparación entre períodos. En las dos últimas columnas se observan las

ordenadas al origen de las regresiones y los valores p correspondientes a las comparaciones entre las ordenadas de cada período.-----48

Figura 3.4: Regresiones de ln biomasa seca total (mg) en función de la edad de las plantas (medida en días postemergencia) para las cuatro especies de pastos patagónicos: *Bromus pictus* (Bp), *Festuca pallescens* (Fp), *Poa ligularis* (Pl) y *Pappostipa speciosa* (Ps). La pendiente de dichas regresiones representa el valor de $RGR_{máx}$.-----49

Tabla 3.3: Valores resultantes de la prueba de regresión lineal de ln biomasa seca total en función del tiempo para las 4 especies. Tabla superior: valores de las pendientes de regresión para cada especie ($RGR_{máx}$) y valores p de las comparaciones de pendientes entre pares de especies y el valor p de la comparación global (pool completo con las 4 especies). Tabla inferior: valores de ordenadas al origen para las 4 especies y valores p de las comparaciones de ordenadas entre pares de especies y el valor p de la comparación global (pool completo con las 4 especies).-----50

Figura 3.5: Comparación de los valores de $RGR_{máx}$ entre especies obtenidos de las pendientes de las regresiones de lnBiomasa total en función del tiempo. *Bromus pictus* (Bp), *Festuca pallescens* (Fp), *Poa ligularis* (Pl) y *Pappostipa speciosa* (Ps).-----50

Figura 3.6: Dinámica de incremento de biomasa en función de los días de vida para las 4 especies durante los primeros 24 días postemergencia. Panel A: Biomasa seca total. Panel B: Partición biomasa radical/biomasa aérea. Panel C: Biomasa seca radical (incluye el peso de la semilla). Panel D: Biomasa seca aérea. Especies: *Bromus pictus* (Bp), *Festuca pallescens* (Fp), *Poa ligularis* (Pl) y *Pappostipa speciosa* (Ps).-----51

Tabla 3.4: Biomasa seca promedio por especie (obtenida de las cosechas de todas las fechas) y biomasa de semilla promedio por especie con desvío estándar –DST- (obtenida de los pesajes de semillas antes de comenzado el ensayo).-----52

Figura 3.7: Dinámica de incremento en el área foliar (panel A), el largo radical (panel B) y el largo foliar (panel C) para las 4 especies estudiadas durante los primeros 24 días postemergencia. Especies: *Bromus pictus* (Bp), *Festuca pallescens* (Fp), *Poa ligularis* (Pl) y *Pappostipa speciosa* (Ps).-----53

Figura 3.8: Dinámica de incremento del área foliar específica (SLA) y del largo radical específico (SRL) en función de los días de vida para las 4 especies (entre 8 y 24 días). Especies: *Bromus pictus* (Bp), *Festuca pallescens* (Fp), *Poa ligularis* (Pl) y *Pappostipa speciosa* (Ps).-----54

Figura 3.9 Resultado de los análisis de varianza para los dos subgrupos de especies del área foliar específica (SLA) y del largo radical específico (SRL). Paneles de la izquierda: corresponden al subgrupo de especies con semillas y plántulas de mayor tamaño, *B. pictus* (Bp) y *P. speciosa* (Ps).

Paneles de la derecha: corresponden al subgrupo de especies con semillas y plántulas de menor tamaño, *P. ligularis* (Pl) y *F. pallescens* (Fp). Letras diferentes implican diferencias significativas (efecto especie). Cuando la interacción tiempo x especie resultó significativa no se detallan efectos principales.-----55

Figura 3.10: Dinámica de incremento, en función del tiempo de vida para: relación de área foliar, LAR (panel A), relación de largo radical, RLR (panel B) y relación de biomasa foliar, LMF (panel C). Especies: *Bromus pictus* (Bp), *Festuca pallescens* (Fp), *Poa ligularis* (Pl) y *Pappostipa speciosa* (Ps).-----56

Tabla 3.5: resumen de los rankings obtenidos entre las especies para las diversas variables analizadas: RGR_{máx}, biomasa total (TotalBio), biomasa de semilla (SemillaBio), área foliar (AF), largo foliar (LF), área foliar específica (SLA), largo radical específico (SRL) y relación de área foliar (LAR). La especie con la menor numeración, 1, es la primera en el ranking en dicha característica y por lo tanto posee los valores mas elevados para esa variable. En contraposición a la última especie del ranking se le asignó el número 4.-----57

CAPÍTULO 4- Competencia por agua: habilidades en el corto plazo y resultados en el largo plazo

Figura 4.1: Relación esquemática entre los diversos aspectos de la competencia abordados en la bibliografía (basado en Goldberg y Barton 1992). Incluye patrones generales de la competencia (caja punteada), consecuencias de la competencia (caja con guiones) y habilidad competitiva de las especies (caja continua). Las relaciones directas están marcadas mediante flechas continuas y relaciones indirectas mediante flechas punteadas.-----62

Figura 4.2: Fotos del experimento 3 instalado en una clausura al pastoreo en el campo del INTA Río Mayo en noviembre de 2007. Allí se observan en condiciones de campo, los pares de matas heteroespecíficos correspondientes a los tratamientos de proporción 50B50S (matas de *B. pictus* y de *P. speciosa* de tamaño equivalente; primera foto) y 25B75S (mata de *P. speciosa* tres veces mas grande que su vecina de *B. pictus*; segunda foto).-----68

Tabla 4.1: Índices de agresividad promedio (IA_p) resultantes para las dos especies en competencia en condiciones de campo: *B. pictus* y *P. speciosa*. Los valores del índice de agresividad corresponden a los tratamientos de riego (2 niveles: con y sin) y de proporción de tamaños (25%, 50% y 75%) a los 2 meses, al año y a los 2 años ($IA_{spA} = \frac{1}{2}[(A_{mix}/A_{mono}) - (B_{mix}/B_{mono})]$).-----69

Figura 4.3: Índices de agresividad para las dos especies en competencia *B. pictus* (Bp) y *P. speciosa* (Ps). En los gráficos se observan los dos niveles de

tratamiento riego (R: con riego y S: sin riego) y las tres proporciones de tamaño (25B75S, 50B50S y 75B25S). Primer panel: IA resultantes luego de 2 meses de comenzado el ensayo. Panel central: IA resultantes luego del año de comenzado el ensayo. Último panel: IA resultantes luego de 2 años de comenzado el ensayo.-----70

Figura 4.4: Imagen de uno de los 6 mapas de vegetación confeccionados en 2001. Cada mapa abarca una superficie de 100 m². En total los 6 mapas cubren la superficie completa de la parcela clausurada al pastoreo en 1998 (20 x 30 m) y relevada por primera vez en 2001 por el grupo de trabajo del Dr. Martín Aguiar.-----73

Figura 4.5: Imagen de uno de los mapas de vegetación confeccionados en 2008 sobre la parcela previamente relevada en 2001. La superficie de cada uno de los mapas de vegetación realizados en el año 2008 fue de 4m² o de 8m². También en esta oportunidad se cubrió el área completa de 20 x 30m.--74

Figura 4.6: Detalle de uno de los mapas confeccionados en 2008. Allí se observan claramente delimitadas todas las especies presentes tanto de arbustos como de pastos e incluso se incluyó el suelo desnudo y el material muerto.-----74

Tabla 4.2: Detalle de las 8 categorías seleccionadas entre las 17 relevadas, tanto en los mapas de vegetación confeccionados en 2001 como en los confeccionados en 2008. Se incluye la descripción y las abreviaturas utilizadas para cada una de ellas.-----75

Figura 4.7: Proceso de digitalización de los mapas de vegetación relevados. Una vez digitalizados se ubicaron en cada uno de los mapas los 10000 puntos (coordenadas al azar). Este proceso se repitió 5 veces (5 conjuntos de puntos). Se estableció el estado de cada uno de esos puntos en el tiempo t y en el tiempo t + 1 según las categorías incluidas en la Tabla 4.2.-----76

Figura 4.8: Estructura de la comunidad: representatividad de cada una de las 8 categorías incluidas (O, Sh, Bp, Pl, Ps, arb, MM y SD; ver tabla 4.2). Estructura de la comunidad en 2001 (barra vacía). Estructura de la comunidad en 2008 (barra rayada) y la estructura climácica o estructura estable proyectada (barra llena). Más adelante se describe la estructura estable (Figura 4.10).-----82

Figura 4.9: Matriz de probabilidad de transición promedio de las 5 matrices originales (obtenidas de los 5 conjuntos de 10000 coordenadas al azar). A partir de estas 5 matrices (Apéndice 1) se trabajó con la media y el error estándar. Categorías incluidas: arbustos (arb), *Bromus pictus* (Bp), material muerto (MM), otros pastos (O), *Poa ligularis* (Pl), *Pappostipa humilis* (Sh), *Pappostipa speciosa* (Ps) y suelo desnudo (SD).-----83

Figura 4.10: Estructura estacionaria de la comunidad. Estructura que alcanza la comunidad en el clímax. En el eje de las ordenadas: proporción ocupada

por cada categoría en la estructura estable de la comunidad. En el eje de las abscisas se incluyen todas las categorías relevadas: arbustos (arb), *Bromus pictus* (Bp), material muerto (MM), *Poa ligularis* (Pl), *Pappostipa humilis* (Sh), *Pappostipa speciosa* (Ps) y suelo desnudo (SD).-----83

Figura 4.11: Proyección de la estructura de la comunidad a 140 años. Cada unidad de tiempo representa una iteración de 7 años. Se incluyen las 8 categorías relevadas.-----84

Figura 4.12: Transiciones sucesionales para las 6 categorías bióticas y el promedio para la comunidad. En el eje de las ordenadas: proporción ocupada por cada categoría en la estructura estable de la comunidad. En el eje de las abscisas están las categorías bióticas: arbustos (arb), *B. pictus* (Bp), otros pastos (O), *P. ligularis* (Pl), *P. humilis* (Sh) y *P. speciosa* (Ps). Panel A: Persistencia. Panel B: reemplazo pr1. Panel C: perturbación. Panel D: colonización. Panel E: Reemplazo por parte de (pr2) y Panel F: se presentan los promedios para toda la comunidad.---- -----85

Figura 4.13: Parámetros de transición sucesional para las 3 especies de pastos del Coironal estudiadas y el promedio de las transiciones para toda la comunidad. En el eje de las ordenadas: proporción ocupada por cada categoría en la estructura estable de la comunidad. En el eje de las abscisas se encuentran las categorías bióticas de interés: *Bromus pictus* (Bp), *Poa ligularis* (Pl) y *Pappostipa speciosa* (Ps). Los parámetros incluidos se dividieron según si se trata de parámetros de **pérdida** de espacios (pérdida en t+1 de espacios ocupados en t): reemplazo (pr1), perturbación (pd) o de **ganancia** (ganancia de espacios entre t y t+1): persistencia (pp), reemplazo por parte de (pr2) y colonización (pc).-----86

Figura 4.14: Valores de los parámetros de dinámica sucesional, a escala poblacional y de la comunidad. Panel superior izquierdo: tiempo de recambio poblacional. Panel superior derecho: tasa de recambio poblacional. Panel inferior derecho: tiempo de recurrencia poblacional. Panel inferior izquierdo: dinámica a nivel comunitario que incluye tiempo de recambio promedio para todas las categorías (T'recambio totalP) y para las categorías bióticas (T'recambio bióticoP); y tiempo de recurrencia promedio para todas las categorías (T'recurrencia totalP) y para las categorías bióticas (T'recurrencia bióticoP) -----87

Tabla 4.3: Valores obtenidos para los parámetros de convergencia al clímax (damping ratio, vida media de la perturbación, ergodicidad y tasa de convergencia) y de entropía, complejidad y predecibilidad de la comunidad.-----88

Figura 4.15: Valores de entropía (H) obtenidos para cada una de las 8 categorías.-----88

Figura 4.16: Correlación entre los parámetros específicos y la estructura estable (EE: estructura estable o "climáxica"). Panel A: colonización (pc).

Panel B: perturbación (pd). Panel C: reemplazo (pr1). Panel D: reemplazo por parte de (pr2).-----89

Figura 4.17: Síntesis de las probabilidades de transición para *B. pictus* en una ventana temporal de 7 años. Colonización (pc), perturbación (pd), persistencia (pp), reemplazo (pr1) reemplazo por parte de (pr2).-----92

Figura 4.18: Síntesis de las probabilidad de transición para *P. speciosa* en una ventana temporal de 7 años. Colonización (pc), perturbación (pd), persistencia (pp), reemplazo (pr1) reemplazo por parte de (pr2).-----93

Figura 4.19: Síntesis de las probabilidad de transición para *P. ligularis* en una ventana temporal de 7 años. Colonización (pc), perturbación (pd), persistencia (pp), reemplazo (pr1) reemplazo por parte de (pr2).-----93

Resumen

En zonas áridas y semiáridas, las "estrategias" evolutivas de uso del agua determinan la posibilidad de coexistencia entre especies vegetales. El objetivo propuesto fue evaluar si existen diferencias en los niveles de tolerancia a sequía entre pastos que coexisten en un sistema semiárido patagónico, y si dichas diferencias determinan su capacidad de competir por el agua y el resultado de esa competencia a largo plazo. Se estudiaron 4 especies de pastos: *Bromus pictus*, *Poa ligularis*, *Pappostipa speciosa* y *Festuca pallescens*. En dos experimentos controlados *P. speciosa* fue la especie más tolerante (menor efecto de la sequía sobre la biomasa), la menos plástica y la de menor crecimiento potencial. En el otro extremo, *B. pictus* fue la menos tolerante, más plástica y con mayor crecimiento potencial. *P. ligularis* junto con *F. pallescens*, esta última proveniente de un ambiente con mayor productividad, resultaron ser especies de plasticidad y crecimiento potencial intermedios. En un experimento de dos años de duración en el campo, la especie menos tolerante (*B. pictus*) mostró menor habilidad competitiva que la más tolerante (*P. speciosa*) solamente cuando la disponibilidad de agua era baja y su competidora era de mayor tamaño. Mediante modelos de Markov, basados en mapas sucesivos de vegetación, de parcelas permanentes clausuradas al pastoreo, se observó para una ventana temporal de 7 años que la especie más representada en la comunidad climática no era ni la más tolerante ni la de mayor crecimiento potencial. Las especies mostraron diferencias claras de dinámica: la menos frecuente (*B. pictus*) persiste gracias a su permanencia en cada sitio ocupado; la más frecuente (*P. ligularis*), en cambio, mediante una elevada movilidad (colonizando suelo desnudo y reemplazando a vecinas), mientras que *P. speciosa*, de frecuencia intermedia, presentó una combinación entre permanencia y movilidad. Estos pastos mostraron diferencias funcionales en el uso del agua, señalando al 'gremio' de los pastos perennes patagónicos como un grupo más heterogéneo de lo que se pensaba. Las diferencias en el uso del agua implicarían una diferenciación funcional de los nichos de las especies posibilitando su coexistencia.

Palabras clave: competencia, compromiso, estepa patagónica, gramíneas, plasticidad fenotípica, $RGR_{m\acute{a}x}$, tolerancia a sequía.

Drought tolerance and competitive ability of Patagonian grasses

Abstract

In arid and semiarid zones, plant evolutionary "strategies" associated with water use make coexistence possible. We studied four grass species from the Patagonian steppes to assess differences in their tolerance to water stress, and to answer whether these differences predict their ability to compete for water and their long-term dynamics (i.e. the outcome of such interactions). In two controlled-environment studies, *Pappostipa speciosa* was the most tolerant species (having the smallest effect of stress on biomass), the least plastic and the one with the slowest growth potential. In contrast, *Bromus pictus* was the least tolerant, the most plastic, and the one with the fastest potential growth. *Poa ligularis* and *Festuca pallescens*, this last one from a higher rainfall environment, had intermediate plasticity and potential growth. In a two-year field experiment, *B. pictus* showed a low ability to compete with *P. speciosa* under low water availability and when the (*P. speciosa*) neighbor plant was large. Two vegetation maps of the same permanent plot built with a difference of 7 years were compared through Markov modelling. According to this analysis, the dominant species of the climatic community would neither be the most tolerant neither the one with the fastest potential growth. The three co-occurring species exhibited clear differences in their dynamics: individuals of the least frequent (*B. pictus*) stay at each spot, once established, thanks to its persistence; the most frequent (*P. ligularis*), instead, through a high mobility, (colonizing bare soil spots and outcompeting and displacing individuals of other species), whereas *P. speciosa* seems to have a combination of persistence and mobility. These grasses have differences in water use strategies that suggest the tussock, perennial grass 'guild' is more functionally heterogeneous than previously thought. Such differences can be seen as dimensions on the niche space.

Keywords: competitive ability, drought tolerance, grasses, Patagonian steppe, phenotypic plasticity, RGR_m , *tradeoff*.

Capítulo 1

Introducción general

1.1 Marco conceptual

Mecanismos de coexistencia: tolerar y competir

Muchos estudios han investigado en condiciones naturales a las plantas en relación con su ambiente y las presiones selectivas bajo las que han evolucionado. Por un lado, se ha debatido sobre los mecanismos que posibilitan la persistencia de las especies en ambientes contrastantes en disponibilidad de recursos, por otro, también se ha debatido sobre los mecanismos que permiten la coexistencia entre especies en un mismo ambiente.

Hace ya tres décadas, Grime (1979) observó que en ambientes con diferencias en disponibilidad de recursos dominaban especies con diferencias en sus características morfológicas y fisiológicas. Como resultado de estas observaciones, propuso que las características que le confieren a las especies ventajas adaptativas en un dado ambiente no son las mismas que las que les confieren ventajas en otros ambientes; además, cada uno de esos conjuntos de características no se asociarían al azar, sino formando parte de síndromes o “estrategias” evolutivas. Las especies exitosas en ambientes con una elevada disponibilidad de recursos, según Grime (1979), son aquellas que presentan una mayor habilidad para *competir* por ellos (mayor captación de recursos y mayor crecimiento). Las especies más exitosas en ambientes pobres en recursos, es decir, ambientes estresantes, son aquellas que *toleran* mejor las condiciones adversas. Dicho de otro modo, en ambientes adversos la competencia por recursos sería un factor poco relevante.

Otros autores, como se dijo, intentaron explicar los mecanismos que permiten la coexistencia de especies vegetales con requerimientos similares que se desarrollan en un mismo ambiente (Tilman 1982). A diferencia de lo postulado por Grime, para Tilman el mecanismo es el mismo a lo largo de todo el gradiente ambiental, y es por lo tanto independiente de la disponibilidad de recursos: La competencia, tanto en ambientes pobres como en ambientes ricos, es el principal determinante de la composición de las comunidades, porque en todos los ambientes existe algún recurso esencial escaso y por lo tanto las especies competirán por él. De esta forma, lo único que se modifica a lo largo del gradiente ambiental es el recurso por el cual las especies compiten. Especies que viven en ambientes con elevada disponibilidad de recursos (ambientes con alta productividad) competirán por la luz mientras que especies que viven en ambientes limitados en recursos (ambientes pobres) competirán por los recursos del suelo. En la visión de Tilman, además, la disponibilidad de los recursos no es independiente del consumo: las plantas no sólo responden al ambiente en el

que se encuentran inmersas, sino que también ejercen, vía consumo, un efecto sobre él (Goldberg 1990). Las especies que viven en ambientes estresantes economizan el recurso y logran persistir a niveles bajos de disponibilidad. Por lo tanto, en estos ambientes estresantes competir por los recursos del suelo está indisolublemente ligado a tolerar una baja disponibilidad de los mismos (baja disponibilidad que, en parte, es generada por la propia acción de las plantas).

Así, por un lado, la visión de Grime (1979) apunta a que las características que hacen exitosas a las especies dependen del ambiente en el que evolucionaron; en sistemas áridos, el principal mecanismo responsable del éxito de las especies sería el de tolerar las condiciones de sequía. Por el otro, según la visión de Tilman, en ambientes áridos el mecanismo determinante del éxito sería la habilidad para competir por el agua. Competir y tolerar son para Grime fuerzas opuestas, resultado de factores selectivos opuestos en ambientes contrastantes en disponibilidad de recursos, mientras que para Tilman son dos procesos indefectiblemente ligados.

Estas dos visiones opuestas han llevado a la búsqueda de evidencias experimentales en favor de una u otra. Se han realizado múltiples experiencias tanto a corto como a largo plazo en las que se analizaron la dinámica de la luz y los nutrientes del suelo. Se han desarrollado estudios sobre la economía de recursos tanto en ambientes altamente productivos (alta disponibilidad de nutrientes) como en ambientes pobres (especialmente en nitrógeno) (Tilman 1984, Tilman y Wedin 1991, Putz y Canham 1992, Coomes y Grubb 2000, Fynn *et al.* 2005, Miller *et al.* 2005, Craine 2005, Gaucherand *et al.* 2006, Jankju-Borzelabad y Griffiths 2006, Picon-Cochard *et al.* 2006, Silvertown *et al.* 2006). Las revisiones publicadas con el objetivo de sintetizar ambas visiones sugieren que las líneas propuestas por Grime y Tilman han permitido importantes avances conceptuales que nos acercan a una mejor comprensión acerca de la competencia por recursos, pero no han permitido conciliarlas (Miller *et al.* 2005, Craine 2005, Silvertown *et al.* 2006). Por otro lado, la mayoría de estos trabajos no están centrados en el papel del agua y su economía en ambientes en donde conforma el principal factor limitante.

Desde otro punto de vista, que podríamos llamar mecanístico o funcional, sabemos que las especies exitosas en condiciones de baja disponibilidad de recursos son las que economizan el recurso minimizando las pérdidas. Especies así poseen bajas tasas de crecimiento, y por lo tanto bajas tasas de absorción de recursos (Grime 1977, 1979, Chapin 1980, 1991, Lambers *et al.* 1998). Esta combinación de atributos resultaría del compromiso entre la capacidad de usar rápidamente los recursos cuando están disponibles (rápida absorción que se traduce en crecimiento) y la habilidad para tolerar la escasez; en otras palabras, la tolerancia al déficit tiene un costo y ese costo se paga cuando las disponibilidades del recurso son altas. Como contraparte, debido a su baja capacidad de absorción, las especies que son tolerantes al estrés comprometen, a su vez, la capacidad de competir por los recursos cuando son abundantes. Esto se opone a la visión de Tilman (1982), para quien como vimos la tolerancia al estrés es sinónimo de habilidad competitiva y está asociada con la explotación del recurso hasta

que su disponibilidad alcanza niveles tan bajos que no llega a cubrir los requerimientos de especies vecinas con mayores tasas de absorción. Esto pone una vez más en evidencia la controversia sobre los mecanismos que posibilitan una mayor tolerancia a condiciones de estrés y destaca el papel central que tiene en toda explicación viable la existencia de compromisos en la asignación de recursos.

Disponibilidad de agua y nichos ecológicos

En las zonas áridas y semiáridas, el agua y su dinámica temporal y espacial son los principales factores de control sobre el funcionamiento del ecosistema (Noy-Meir 1973). Todas las especies coexistentes en un sistema con déficit hídrico deben poseer la capacidad de tolerar estas bajas disponibilidades de agua independientemente de qué "estrategia" sea la responsable. Sin embargo es la capacidad diferencial que posean las plantas para tolerar las condiciones de estrés hídrico lo que determinará el éxito relativo de cada una de ellas en un dado ambiente. Se han encontrado especies de gramíneas de pastizales europeos con fuertes asociaciones entre la habilidad de tolerar estrés hídrico y sus patrones de abundancia (Royer 1987, Grime *et al.* 1996).

El agua, en varios sentidos puede ser considerada un recurso diferente a los otros recursos que las plantas obtienen del suelo. En primer lugar, tiene ingresos mucho más 'pulsados' que ellos: depende de lluvias que, particularmente en zonas áridas, son infrecuentes o muy estacionales (Reynolds *et al.* 2004). En segundo lugar, a diferencia de los nutrientes, las posibilidades de almacenamiento en el suelo son mucho menores (por ej., comparadas con la capacidad de 'almacenar' N en la materia orgánica del suelo), y en el caso de almacenamiento en las plantas casi nula (Chapin *et al.* 2002). Estas restricciones hacen que la vegetación sea altamente dependiente de los ingresos que justamente son escasos y esporádicos.

Como todas las plantas utilizan casi exactamente los mismos recursos, y los obtienen de maneras similares, de acuerdo con la hipótesis de Gause la coexistencia entre especies de una comunidad en equilibrio sólo es posible por la ocupación de diferentes nichos ecológicos (Pickett 1980, Silvertown 2004). Posteriormente, Grubb (1977) enfatizó que los requerimientos ambientales pueden diferir entre las diversas etapas del ciclo de vida de una especie, en especial en fases tempranas, formalizándolo en su propuesta de un "nicho de regeneración".

En un ambiente con limitación hídrica el principal recurso limitante es el agua y por tanto conforma el principal recurso por el que las especies compiten. Por lo tanto, si las especies de una comunidad compiten por los mismos recursos la pregunta es cómo se sostiene la diversidad de especies en un ambiente (α -diversidad como número de especies de una comunidad local; Silvertown 2004). El nivel de competencia interespecífica evidencia el grado de superposición de los nichos de las especies competidoras. La diferenciación de nichos permitiría una "relajación" de la competencia interespecífica posibilitando así la coexistencia. La posibilidad de esta

diferenciación estaría asociada con el efecto de las presiones selectivas del ambiente biótico y abiótico sobre el fenotipo de las especies en combinación con su bagaje genético.

Para especies de diversos sistemas áridos se ha encontrado diferenciación temporal de nichos, debido a diferencias fenológicas, y diferenciación espacial de nichos, debido a diferencias en la profundidad de las raíces (Fowler 1986). Esta diferenciación en dos de los ejes del nicho fundamental, el tiempo y el espacio, conforma una de las vías de coexistencia (Silvertown 2004) y ha sido documentada principalmente entre especies de distintos “grupos funcionales”, identificados entre distintas formas de vida. Por ejemplo, en sabanas y estepas se ha demostrado esta separación temporal y espacial en el uso del agua entre herbáceas y leñosas (Soriano y Sala 1983, Knoop y Walker 1985, Sala *et al.* 1989, Briones *et al.* 1996).

A nivel más general y entendiendo al nicho de una especie como un “espacio” de múltiples ejes (ejes del nicho: dimensión en un nicho n-dimensional a lo largo del cual las especies pueden segregar sus distribuciones; Silvertown 2004) ¿La existencia de estrategias en el uso del agua no conformaría una diferenciación ya no espacial o temporal sino funcional de los nichos de las especies? Más específicamente, entre especies de una misma forma de vida, las cuales a priori se espera sean relativamente homogéneas fisiológica y morfológicamente: ¿sería posible identificar ejes de diferenciación que posibiliten la coexistencia en un ambiente altamente constreñido por la baja disponibilidad de agua y de recursos en general?

La estepa patagónica

La estepa patagónica ha sido extensamente estudiada desde la década de 1950 por conformar un buen modelo de un sistema semiárido, particularmente la región ubicada dentro del Distrito Occidental que ocupa un 30% de la Provincia Fitogeográfica Patagónica (Soriano 1956, León *et al.* 1998). Los grupos funcionales dominantes en la región son los pastos perennes y los arbustos. Estos grupos hacen uso diferencial del agua y poseen características contrastantes asociadas con dicho uso muchas de las cuales fueron descritas por diversos autores (Soriano y Sala 1983, Sala *et al.* 1989). A su vez, muchos de estos trabajos profundizan no sólo en las diferencias entre los grupos funcionales sino también en diferencias entre las especies que se encuentran dentro de un mismo grupo funcional (Soriano y Sala 1983, Soriano *et al.* 1987, Fernández *et al.* 1992, Aguiar y Sala 1998, Golluscio *et al.* 2005, Golluscio y Oesterheld 2007, Kowaljow y Fernández 2010).

Los pastos perennes conforman el grupo funcional más abundante de la estepa patagónica ya que contribuye en un 67% a la productividad primaria neta aérea del sistema (Fernández *et al.* 1991). Este grupo es muy homogéneo internamente en diversos atributos en comparación con los otros grupos funcionales. Las especies de gramíneas de la estepa patagónica poseen una característica en común que es la tolerancia a la sequía

(Golluscio *et al.* 2005). La homogeneidad también se observa en características como la distribución radical (todas las especies poseen mayor densidad de raíces en los primeros 30 cm del perfil; Soriano y Sala 1983, Soriano *et al.* 1987, Golluscio *et al.* 2005), la fenología (principalmente acoplada al régimen de precipitaciones y la disponibilidad de agua; Golluscio *et al.* 2005). Sin embargo las especies de gramíneas de la estepa patagónica muestran una importante heterogeneidad en otras características. Algunas de ellas son la distribución y abundancia (Soriano 1956, León *et al.* 1998, Golluscio y col. 1982, Graff 2009); a nivel morfológico y fisiológico: la anatomía radical (Leva *et al.* 2009), emergencia, dispersión, descomposición (Fernández *et al.* 2002, Semmartin *et al.* 2004), capacidad de recuperación después de eventos de sequía (Yahdjian y Sala 2006) y palatabilidad (Soriano 1956, Golluscio *et al.* 1998). *Estas diferencias morfo-funcionales entre especies podrían estar asociadas a los mecanismos mediante los cuales estas especies toleran las limitaciones de agua.* Es decir, podría tratarse de una diferenciación funcional en los nichos de estas especies determinada principalmente por el uso del agua quedando definidos de esta forma diferentes grados de tolerancia al estrés hídrico.

Las características mencionadas serían el resultado de las presiones selectivas a las cuales han estado sometidas estas gramíneas perennes en la Estepa Patagónica. En este tipo de ecosistemas, el agua sería el principal modelador de la diversidad puesto que ejerce una fuerte presión selectiva sobre las especies de plantas y sus interacciones. Teniendo en cuenta que todas las especies de pastos obtienen el agua del mismo estrato del suelo y casi durante el mismo momento del año, esto generaría una importante superposición en sus nichos. Sin embargo, *llama la atención, que en un ambiente en el cual hay un recurso esencial que actúa como limitante, haya múltiples especies de pastos que coexisten y conformen poblaciones estables obteniendo el agua del mismo estrato.* Así surge la motivación de estudiar diversos aspectos de los pastos que puedan explicar la coexistencia de especies dentro del mismo grupo funcional.

1.2 Objetivos

Objetivo general:

Profundizar el conocimiento de la tolerancia a sequía de gramíneas de ecosistemas áridos, identificando posibles mecanismos a través de los cuales la alcanzan, y evaluando su relación con la habilidad de competir por el agua.

En particular para 4 especies de pastos patagónicos con diferencias en sus características xeromórficas y provenientes de 2 ambientes contrastantes en disponibilidad de agua se plantean los siguientes objetivos que serán desarrollados en distintos capítulos de esta Tesis:

Objetivos particulares:

- 1) Evaluar los mecanismos de ajuste fenotípico ante cambios en la disponibilidad de agua, i.e., **plasticidad** de 4 especies de pastos patagónicos bajo condiciones controladas (Capítulo 2).
- 2) Evaluar las potencialidades de **crecimiento** de cada una de las 4 especies de pastos para caracterizar las capacidades fisiológicas en condiciones cercanas al óptimo (Capítulo 3).
- 3) Evaluar la **habilidad competitiva** por el agua en condiciones naturales, de las dos especies más contrastantes en cuanto a su capacidad de ajuste y a sus potencialidades de crecimiento en el corto y mediano plazo (2 meses a 2 años) (Capítulo 4a).
- 4) Evaluar en condiciones naturales, la modificación en las **abundancias relativas** en el largo plazo (7 años) de las especies que coexisten en la estepa patagónica. Relacionar estos cambios con los procesos e interacciones competitivas (Capítulo 4b).
- 5) Determinar como se relacionan la capacidad de ajuste de las especies y sus potencialidades de crecimiento, con el uso que hacen estas especies del agua y como ello repercute en la competencia en el corto plazo y en la representatividad en el largo plazo (Capítulo 5).

1.3 Sistema de estudio

Se trabajó con cuatro especies de gramíneas perennes de la Provincia Fitogeográfica Patagónica con características morfológicas, fisiológicas y de distribución espacial contrastantes (Mapa 1.1 y Tabla 1.1). Tres de las especies fueron seleccionadas por coexistir en la estepa patagónica en una región del Distrito Occidental Patagónico con una precipitación media anual de 137 mm. Estas especies son: *Pappostipa speciosa* (Trin. y Rupr.) Romansch., *Poa ligularis* Nees ap. Steud. y *Bromus pictus* Hook (Figura 1.1). La comunidad dominante en esta región está compuesta por arbustos: *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., *Adesmia volkmanni* Phil. y *Senecio filaginoides* DC., y por pastos: *Pappostipa speciosa*, *Pappostipa humilis* (Cav.) Romansch. y *Poa ligularis* (Golluscio *et al.* 1982, León *et al.* 1998, Golluscio y Oesterheld 2007). De aquí en más, a esta comunidad la llamaremos el “Coironal”. A su vez, *Festuca pallescens* (St. Yves) Parodi (Figura 1.2), la cuarta especie incluida en el trabajo, es dominante de la comunidad de “*Festuca pallescens*, *Rytidosperma picta* (Nees y Meyen) y *Lathyrus magellanicus* Lam.” en donde también coexiste con *Poa ligularis* y *Bromus pictus* pero *Pappostipa speciosa* no está presente. Esta segunda comunidad se encuentra en el Distrito Subandino, una región más húmeda y elevada (Soriano 1956, Golluscio *et al.* 1982, León *et al.* 1998) que la primera. A esta segunda comunidad la llamaremos “Festucal”. *Festuca pallescens* y *Pappostipa speciosa*, fueron elegidas por ser las especies de gramíneas dominantes en sus respectivas comunidades (Soriano 1956, Golluscio *et al.* 1982). *Poa ligularis* y *Bromus pictus* fueron seleccionadas por formar parte de las dos comunidades y por lo tanto hallarse, supuestamente, dentro de un rango más amplio de tolerancia a la sequía.

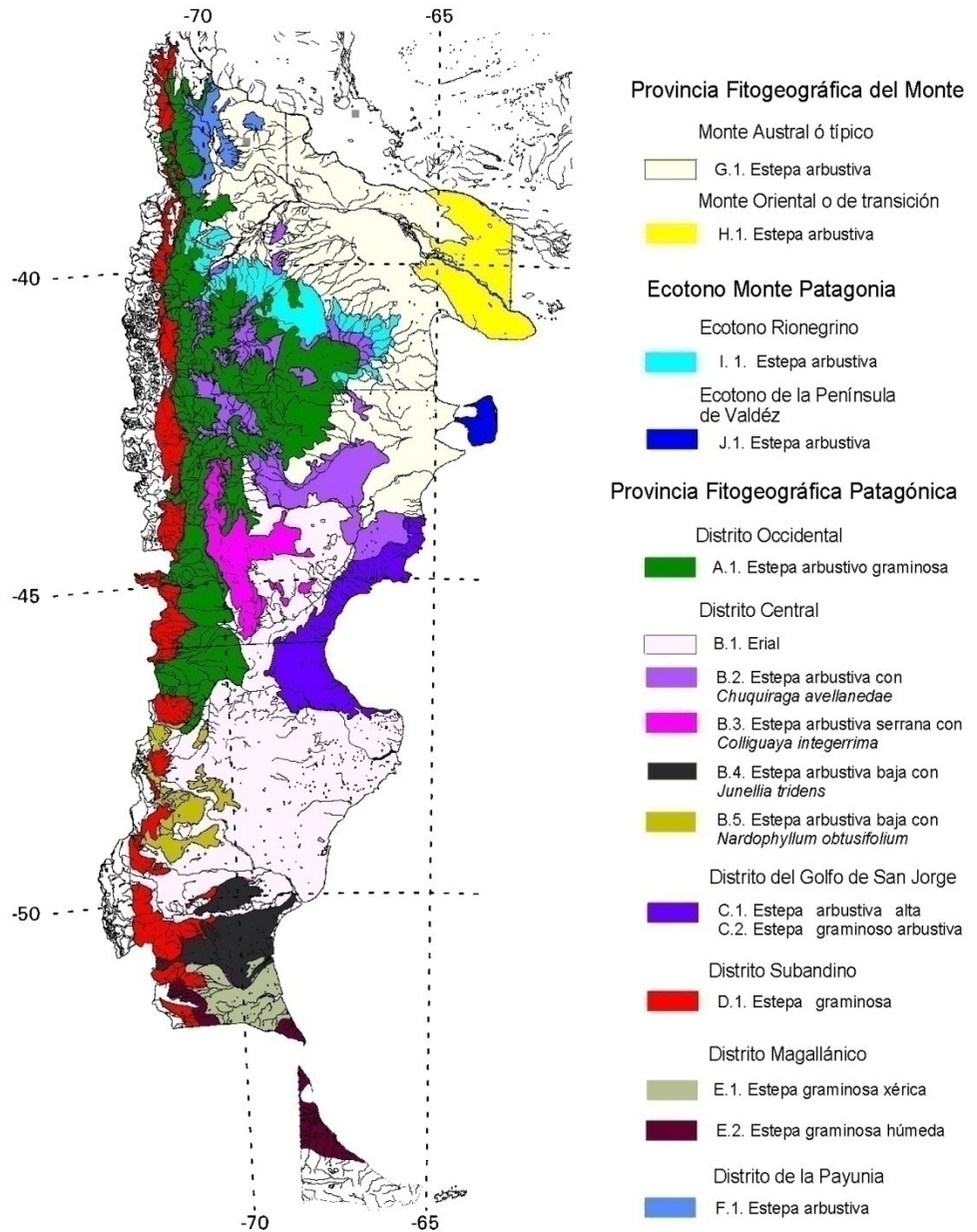
B. pictus***P. ligularis******P. speciosa***

Figura 1.1: Fotos de las gramíneas representantes de la comunidad del coironal: *Bromus pictus* (1), *Poa ligularis* (2) y *Pappostipa speciosa* (3). Esta comunidad se encuentra en una región dentro del Distrito Occidental de la Provincia Fitogeográfica Patagónica en donde la precipitación media alcanza los 137 mm anuales. Fotos tomadas en la localidad de Río mayo, provincia de Chubut, gentileza Pamela Graff y Gastón Oñatibia

F. pallescens

Figura 1.2: Foto de la gramínea dominante en la comunidad de festucal: *Festuca pallescens*. Esta comunidad se encuentra dentro del Distrito Subandino de la Provincia Fitogeográfica Patagónica región en la cual la precipitación media anual alcanza los 400 mm. Foto obtenida de http://saximontana.lakeheadu.ca/andean/Festuca%20pallescens/IMG_5051.JPG

UNIDADES FISIONOMICO FLORISTICAS DE PATAGONIA



León, R.J.C., Bran, D., Collnates, M., Paruelo, J.M. y Soriano A.
 IFEVA (UBA-CONICET), INTA, CEVEG (CONICET)

Mapa 1.1: Mapa de la distribución de las distintas unidades de vegetación. En color VERDE: estepa arbustivo-graminosa del distrito Occidental Patagónico de donde provienen las tres especies del coironal (*B. pictus*, *P. ligularis* y *P. speciosa*). En color ROJO: estepa graminosa del Distrito Subandino Patagónico de donde proviene la cuarta especie estudiada (*F. pallescens*). Reproducido de: Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina (León *et al.* 1998)

Una de las diferencias mejor conocidas entre las especies coexistentes es su grado de palatabilidad. Varios autores han planteado que la baja palatabilidad se asocia con una mayor tolerancia a sequía, relación que estaría mediada por la composición química y la anatomía de las hojas (e.g. hojas lignificadas; Coughenour 1985, Milchunas *et al.* 1988; Quiroga *et al.* 2009). Características como éstas, asociadas con una mayor tolerancia a sequía las llamaremos características xeromórficas. Una especie más xeromórfica es menos palatable, posee una mayor relación lignina/nitrógeno y por tanto una menor tasa de descomposición, con tejidos más densos y menor área foliar (lo que generalmente también determina plantas más bajas) (Tabla 1.1).

Característica	Pastos del coironal			Fuente
	<i>B. pictus</i>	<i>P. ligularis</i>	<i>P. speciosa</i>	
N (%)	61	41	41	Semmartin <i>et al.</i> 2004
lignina (%)	8,85	8,12	11,61	Semmartin <i>et al.</i> 2004
lignina/N	0,15	0,20	0,28	Semmartin <i>et al.</i> 2004
K (año ⁻¹)	0,60	0,52	0,51	Semmartin <i>et al.</i> 2004
C:N hoja	33,90	61,90	63,50	Adler <i>et al.</i> 2004
palatabilidad	mayor	intermedia	menor	Soriano 1956 Golluscio <i>et al.</i> 1998
cobertura (%)	1,28	3,56	12,69	Golluscio <i>et al.</i> 1982
frecuencia (%)	75	98	98	Golluscio <i>et al.</i> 2005
XEROMORFISMO	menor	intermedio	mayor	

Tabla 1.1: Comparación de xeromorfismo entre especies según datos bibliográficos. Se comparan las tres especies de pastos provenientes de la comunidad del coironal (*B. pictus*, *P. ligularis* y *P. speciosa*). Se incluyó: contenido porcentual de nitrógeno [N (%)], contenido porcentual de lignina [lignina (%)], relación entre el contenido de lignina y de nitrógeno (lignina/N), tasa de descomposición (K), relación carbono nitrógeno en hojas (C:N hoja), palatabilidad y porcentaje de cobertura y frecuencia de aparición de las especies.

En el centro-oeste de Patagonia, cerca de la localidad de Río Mayo (45°41' S 70°16' W) se encuentra la estación experimental del Instituto de Tecnología Agropecuaria (INTA) en donde se han llevado a cabo muchos de los trabajos arriba mencionados. En esta localidad la precipitación media anual alcanza los 137 mm (Fernández *et al.* 1991), y la temperatura media anual es de 7,8°C (Soriano y Sala 1983). El régimen de precipitaciones es mediterráneo: el 70% de las precipitaciones ocurren durante otoño e invierno (entre marzo y agosto). Es decir que el perfil del suelo se recarga durante estos meses y las plantas viven el verano siguiente mayormente a partir del agua almacenada (Sala *et al.* 1989). Allí la comunidad dominante es la del *Coironal* y es en donde se llevaron a cabo los ensayos en condiciones naturales.

1.4 Aproximaciones experimentales y organización de esta Tesis

Se realizaron 4 aproximaciones experimentales: dos de ellas fueron llevadas a cabo en condiciones controladas en invernáculos refrigerados en el campo experimental del IFEVA- FAUBA/CONICET (Cátedra de Ecología, Facultad de Agronomía, UBA; Ciudad de Buenos Aires) y las otras dos el Campo Experimental del Instituto Nacional de Tecnología Agropacuaria INTA en Río Mayo, sudoeste de Chubut. Para cumplir con los objetivos particulares 1 y 2, se realizaron dos ensayos en condiciones controladas de invernáculo. En el primer caso se evaluaron las respuestas plásticas de estas gramíneas ante el cambio en la disponibilidad de agua (como se describe más adelante en el Capítulo 2). Para cumplir con el segundo objetivo se realizó otro ensayo en el que se evaluó la tasa de crecimiento relativa máxima de las especies $-RGR_{\text{máx}}$ (descrito en el Capítulo 3). Finalmente, para abordar los dos últimos objetivos se realizaron dos ensayos en condiciones de campo (Capítulo 4). En los mismos se evaluó primero la habilidad competitiva de las dos especies más contrastantes en xerofitismo en el mediano plazo mediante un experimento manipulativo (EXP 3), y luego se evaluó cómo se modifican las interacciones competitivas en el largo plazo mediante una experiencia observacional (EXP 4).

Capítulo 2

Plasticidad y mecanismos de tolerancia a sequía

2.1 Introducción

Las especies vegetales que coexisten en una comunidad poseen diferencias funcionales y/o morfológicas que les posibilitan la explotación diferencial de recursos y que son el resultado de su historia evolutiva en dicho ambiente (Chesson *et al.* 2004).

En respuesta a la variabilidad ambiental (en espacio y tiempo) las especies muestran ajustes en ciertas características o rasgos fenotípicos que conducen a una minimización de los efectos deletéreos del ambiente y a una maximización de las ventajas, y por lo tanto pueden traducirse en un aumento del *fitness* (o aptitud Darwiniana). A esta capacidad de ajuste de una característica fenotípica en respuesta al ambiente experimentado durante la ontogenia, se la denomina **plasticidad fenotípica** y está representada por la pendiente de las “normas de reacción” (Figura 2.1). La capacidad de ajuste de un dado carácter (“característica fenotípica”) ante cambios en el ambiente depende de la magnitud y tipo del “gradiente ambiental” que se evalúe y del genotipo (genotipos A y B). Dos genotipos o especies diferentes pueden poseer distinta plasticidad en un dado carácter (pendientes de la norma de reacción) (Bradshaw 1965). A su vez, un mismo genotipo puede ser altamente plástico para alguna característica fenotípica y poco plástico (o incluso fijo) para otra.

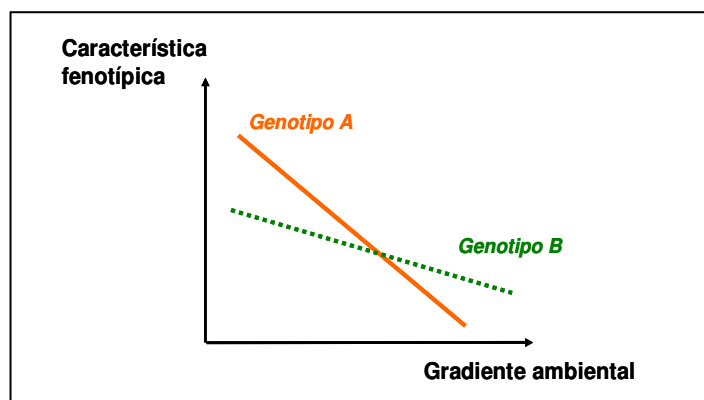


Figura 2.1: Representación de las normas de reacción para dos genotipos o especies A y B. La norma de reacción representa los cambios en una determinada característica o rasgo fenotípico (e.g biomasa, altura, largo de hoja) en respuesta a un cambio en el ambiente (e.g contenido de nitrógeno del suelo, disponibilidad de agua). Cada especie o genotipo responde de manera diferente ante un mismo cambio ambiental y ello se refleja en diferencias en las normas de reacción. La pendiente de la norma de reacción representa la plasticidad de un determinado genotipo, en la característica estudiada, en respuesta al cambio en el ambiente. En este caso la especie o genotipo A (línea continua) es más plástica en la característica fenotípica evaluada que la especie o genotipo B (línea punteada).

Sería entonces el ambiente el que promueve estos ajustes en la escala ontogénica a la vez que actúa como una fuerza selectiva en escala evolutiva sobre ciertas características fenotípicas. De hecho, la capacidad de ajuste de cada especie, es decir su capacidad de ser plástica, está dada también por procesos evolutivos asociados con diferentes atributos del ambiente. Algunos de ellos son la heterogeneidad espacial y temporal, la predecibilidad y la disponibilidad de recursos (Alpert y Simms 2002). Como las presiones serán distintas para cada carácter, cada ambiente daría como resultado características con diferente sensibilidad ante el cambio.

Bajo ciertas condiciones ambientales la plasticidad podría ser ventajosa y bajo otras desventajosa (De Witt *et al.* 1998, Alpert y Simms 2002, Van Kleunen y Fischer 2005, Valladares y Niinemets 2008). Por ejemplo, hay argumentos para afirmar que en ambientes más ricos podría ser favorecida una mayor plasticidad mientras que en los más pobres una menor (Alpert y Simms 2002, Gianoli y González-Tauber 2005, Valladares *et al.* 2007). Esto se debe principalmente a que la plasticidad tiene un costo energético y por lo tanto los costos relativos son mayores para especies de ambientes estresantes (Steinger *et al.* 2003). Sin embargo, no hay evidencia experimental contundente sobre este punto y, aunque hay trabajos publicados en los que se evalúa el efecto de los nutrientes, mucho menos se sabe en relación al agua (*c.f.* Alpert y Simms 2002).

Los cambios en algunos caracteres o rasgos, p. ej aquellos asociados directamente con *fitness* como producción de semillas (o su prerequisite, biomasa aérea), se dan en escalas más visibles como en morfología, mientras que otros se dan en escalas o formatos menos visibles como en los tejidos y están vinculados más indirectamente con el *fitness*, pero indudablemente influyen sobre él (cambios de asignación de recursos, biomasa radical, etc.) (Sultan 2000, Maseda y Fernández 2006). La plasticidad fenotípica en ciertos rasgos está indisolublemente ligada, a veces como causa, otras como efecto, al uso diferencial de recursos. Es decir que la plasticidad de algunos atributos podría asociarse con los mecanismos de cada especie para economizar el recurso escaso, y en definitiva sería la vía de la diferenciación funcional de nichos que permitiría, finalmente, la coexistencia de especies en una comunidad.

El objetivo central desarrollado en este capítulo fue evaluar bajo condiciones controladas los mecanismos de tolerancia a sequía de 4 especies de gramíneas de una zona semiárida de Argentina (Cap. 1) a través de la plasticidad que presentan en algunos rasgos fenotípicos asociados al uso y economía del agua. Esto permitirá postular la diferenciación funcional de nichos en la estepa patagónica en relación con la economía del principal recurso limitante.

Trabajando bajo condiciones controladas, se estudió la respuesta plástica de *B. pictus*, *F. palleescens*, *P. ligularis* y *P. speciosa* en un rango de disponibilidad de agua tanto en rasgos asociados de forma directa con el *fitness* (estimadores de crecimiento), como en rasgos cuya asociación con el *fitness* es más indirecta y se hallan principalmente vinculados con posibles

“mecanismos” de respuesta ante la sequía, es decir, son más sensibles ante cambios en el ambiente (ver Figura 2.2). Con esa información se caracterizaron las 4 especies de pastos patagónicos estudiadas, tanto según sus respuestas potenciales en condiciones de no limitación hídrica (testigo) como según las respuestas plásticas ante un cambio en la disponibilidad de agua

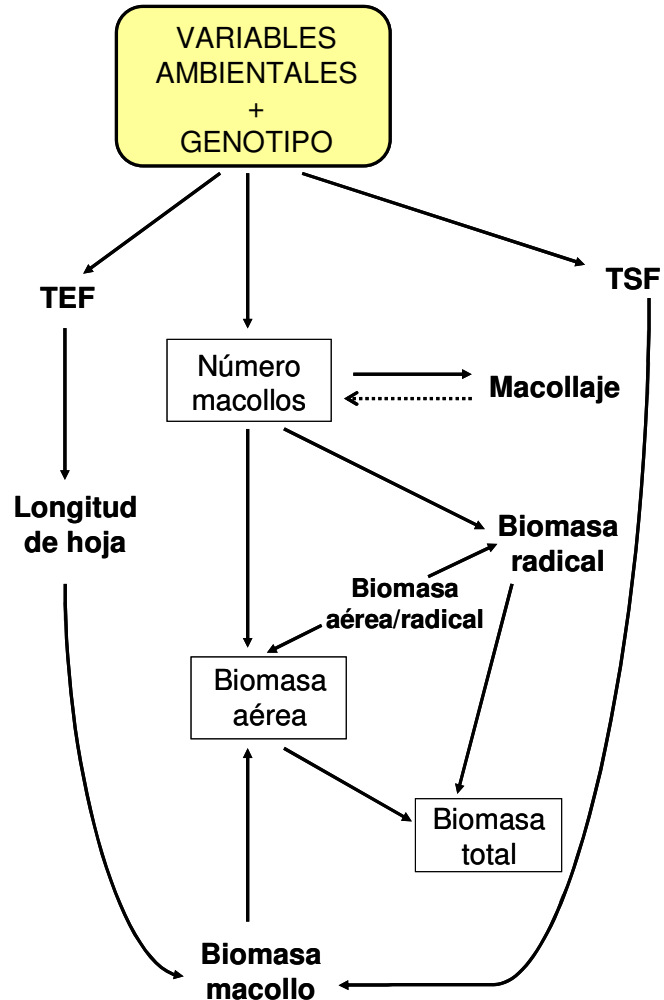


Figura 2.2: Variables respuesta medidas a escala de hoja, macollo y planta completa y su interrelación (modificado de Chapman y Lemaire 1993 y Hirata y Pakiding 2002). Por un lado están aquellos rasgos directamente asociados con el *fitness*, a ellos se los denominó rasgos “de producción”: número de macollos, biomasa aérea y biomasa total (en recuadros). Los rasgos cuya asociación con el *fitness* es más indirecta y que se encuentran mayormente asociados con los mecanismos de respuesta ante cambios en el ambiente, se los denominó rasgos “mecanísticos”: tasa de elongación y de senescencia foliar (TEF y TSF), macollaje, longitud de hoja, biomasa radical, biomasa por macollo y relación entre la biomasa aérea y la radical (sin recuadrar y en **negrita**).

Como se mencionó en el Capítulo 1, las 4 especies de pastos estudiadas fueron *Bromus pictus*, *Poa ligularis* y *Pappostipa speciosa*, especies que coexisten en la comunidad de zonas más áridas del Distrito Occidental de la Estepa Patagónica, donde llueven 130 mm anuales: el coironal (cuya especie dominante es el “coirón amargo”, *P. speciosa*). La cuarta especie estudiada fue *Festuca pallescens* (“coirón dulce”), la especie dominante en la comunidad de zonas más húmedas donde llueven 400 mm anuales: el festucal (Soriano 1956, Golluscio *et al.* 1982, León *et al.* 1998). *P. speciosa* es la especie más xeromórfica y la menos palatable, mientras que en el otro extremo de xeromorfismo se encuentra *B. pictus*, la especie más palatable, de menor relación lignina/[N].

Las hipótesis que guiaron este estudio son:

En un mismo ambiente con limitación de agua:

Hipótesis 2.1: las especies con diferencias en su grado de xeromorfismo mostrarán diferencias en plasticidad. Las especies menos xeromórficas serán las que inviertan más en plasticidad y las especies más adaptadas a sequía, las más xeromórficas, las que inviertan menos en plasticidad y más en tolerancia.

Predicciones 2.1: se espera que las especies menos xeromórficas como *B. pictus*, presenten mayor crecimiento que las otras especies en condiciones de buena hidratación pero se vean más afectadas por efecto de la sequía. Por tanto para este tipo de especies se espera pendientes de las normas de reacción, negativas y más pronunciadas (mayor plasticidad fenotípica) (Figura 2.3a).

En contraposición se espera que especies más xeromórficas, con caracteres asociados a mayor tolerancia a sequía se vean menos afectadas por la sequía presentando menor disminución en crecimiento por efecto del estrés (menor plasticidad) (Figura 2.3a).

Entre ambientes contrastantes en disponibilidad de agua:

Hipótesis 2.2: Las especies provenientes de ambientes contrastantes en la disponibilidad de recursos presentarán diferencias en plasticidad fenotípica. Especies provenientes de ambientes con mayor disponibilidad de recursos invertirán más en plasticidad puesto que los costos relativos de la misma, en ese contexto, son menores

Predicción 2.2: se espera que especies provenientes de ambientes más estresantes como el coironal, posean menor sensibilidad ante la sequía (menor plasticidad fenotípica) que *F. pallescens* proveniente de un ambiente con menor limitación como es el festucal (Figura 2.3b)

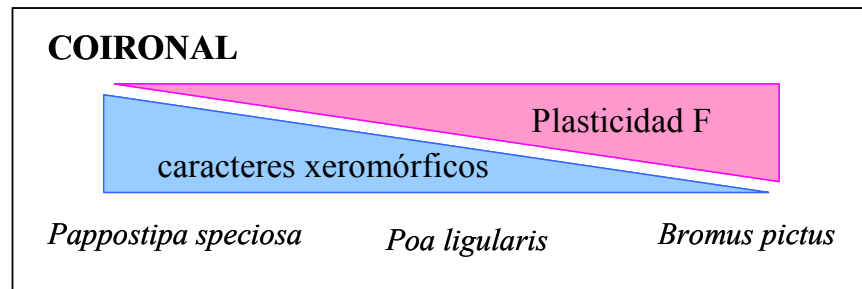


Figura 2.3a: Representación esquemática de la hipótesis de trabajo 2.1 (Hip 1-Cap 2) y de las predicciones derivadas de la misma. Se espera que especies de pastos que coexisten en el coironal presenten diferencias de plasticidad acorde con sus caracteres xeromórficos

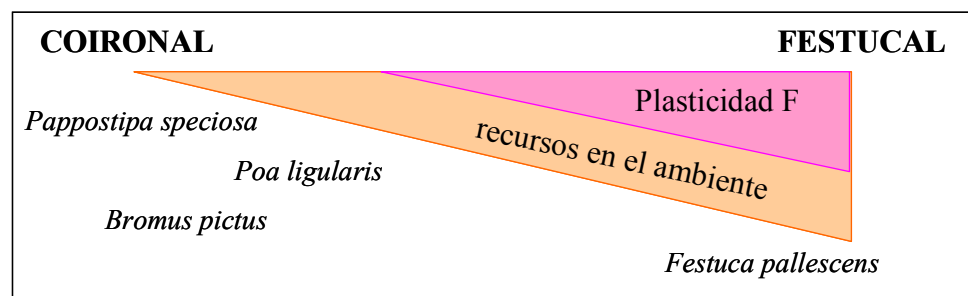


Figura 2.3b: Representación esquemática de la hipótesis de trabajo 2.2 (Hip 2-Cap. 2) y de las predicciones derivadas de la misma. Se espera que especies de pastos que provienen de ambientes contrastantes en precipitación anual como son el coironal (137 mm anuales) y el festucal (400 mm anuales) presenten diferencias de plasticidad en sus caracteres fenotípicos

2.2 Materiales y métodos

Con el fin de estudiar la plasticidad ante la disponibilidad hídrica de las 4 especies de pastos provenientes de dos comunidades climáticas de la Provincia Fitogeográfica Patagónica, se realizó un experimento en condiciones controladas (Experimento 1). Con este experimento se pusieron a prueba las hipótesis 2.1 y 2.2.

Dispositivo

Las plantas de las 4 especies estudiadas, *Bromus pictus*, *Poa ligularis*, *Pappostipa speciosa* y *Festuca pallescens*, fueron sometidas durante su crecimiento a un gradiente de 4 niveles de disponibilidad hídrica, desde testigo (sin limitación hídrica) hasta sequía extrema. Para ello se utilizó una técnica de subirrigación asegurando la disponibilidad de los demás recursos bajo condiciones controladas en invernáculo. Esta técnica posee numerosas ventajas para evaluar respuestas diferenciales ante el estrés hídrico. Por un lado, permite mantener constante la disponibilidad de agua en cada maceta durante todo el periodo experimental. Esto asegura el acceso a un volumen ilimitado de agua, a potencial agua predeterminado, que no depende del tamaño de la planta (Wookey *et al.* 1991, Saulescu *et al.* 1995). Este punto es central cuando se trabaja con especies que difieren notoriamente en biomasa como es el caso de estas 4 especies de pastos patagónicos. Esta técnica fue propuesta originalmente por Haan y Barfield (1971) y utilizada posteriormente con modificaciones en diversos ensayos (por ej., Snow y Tingey 1985, Fernández y Reynolds 2000 por ejemplo). El dispositivo de subirrigación está conformado por una columna de material sólido poroso comercial (Styrofoam, Smithers-Oasis, EEUU) colocada dentro de un contenedor plástico (Fig. 2.4 derecha). El agua asciende a través del material por capilaridad desde el contenedor hasta la base de la maceta que es de tela permeable (acetato de polyester). Esto permite el paso del agua y los nutrientes hacia las raíces pero no el paso de las raíces fuera de las macetas. La distancia entre el pelo de agua y la base de la maceta determina el nivel de disponibilidad de agua para las plantas (Figura 2.4, izquierda).

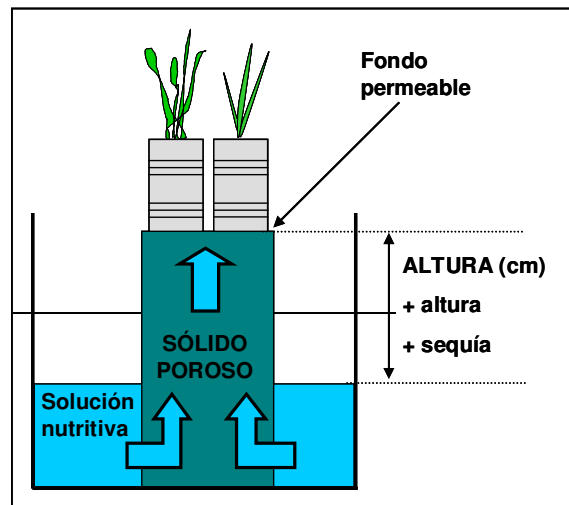


Figura 2.4: Esquema del dispositivo de subirrigación utilizado para imponer sequía. La altura del pelo de agua (ALTURA) determina la disponibilidad de agua para las plantas. Se trata de un sistema compuesto por un material sólido poroso por el cual asciende el agua por capilaridad (imagen de la derecha). Sobre él se colocan las macetas con fondo permeable lo que permite el pasaje de agua y nutrientes desde el contenedor hasta la maceta pero no el pasaje de raíces fuera de la maceta.

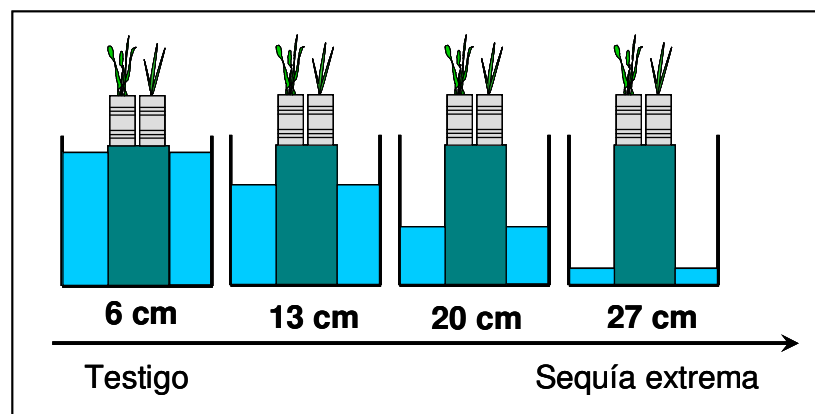


Figura 2.5: Tratamientos de disponibilidad de agua utilizados. Se generó un gradiente de cuatro niveles de disponibilidad de agua los cuales se mantuvieron constantes durante todo el ensayo. El nivel de mayor sequía corresponde al de 27 cm de altura del pelo de agua, luego hay dos niveles de disponibilidad intermedios de 20 y 13 cm de altura y por último el testigo sin limitación hídrica de 6 cm de altura del pelo de agua.

Diseño experimental

El ensayo se realizó con un diseño de parcelas divididas en bloque cuyo tratamiento (parcela) principal fue la sequía (4 niveles: desde testigo en capacidad de campo hasta sequía extrema) y la subparcela la especie (4 niveles: *Bromus pictus*, *Poa ligularis*, *Pappostipa speciosa* y *Festuca pallescens*). En total se trabajó con 4 repeticiones verdaderas y completas organizadas en bloques. Para instalar el sistema de subirrigación se utilizaron 16 contenedores plásticos ($77 \times 54 \times 40$ cm) a cada uno de los cuales le fue asignado uno de los 4 niveles de sequía (4 bloques \times 4 niveles de sequía = 16 contenedores). En cada contenedor se colocaron columnas de Styrofoam comercial y sobre ellas fueron ubicadas 24 macetas: 6 macetas por contenedor por especie representantes de la variabilidad de cada especie (submuestras). Los niveles de disponibilidad hídrica se definen por la altura de la columna de agua como se detalló previamente (distancia entre el pelo de agua y la base de la maceta). Los 4 niveles de estrés hídrico utilizados fueron: testigo (6 cm), 2 niveles intermedios (13 y 20 cm) y sequía extrema (27 cm) (Figura 2.5). El número de plantas totales utilizadas en el ensayo fue de 384 correspondientes a 6 submuestras \times 4 especies \times 4 niveles de sequía \times 4 repeticiones (bloques).

Material vegetal

Las 384 plantas del ensayo (96 por especie) fueron obtenidas a partir de semillas recolectadas en el campo del INTA Río Mayo (Cap. 1) durante enero de 2007. En mayo de 2008 las semillas se colocaron en cámaras de germinación a 15 °C, húmedas y en oscuridad, en las instalaciones del IFEVA (Ciudad de Buenos Aires). Luego de la emergencia se transplantaron a macetas plásticas individuales ($7,5 \times 7,5 \times 15$ cm) con arena fina como sustrato. Fueron regadas regularmente con fertilizante hasta alcanzar un tamaño de 2 macollos para luego ser asignadas al azar a uno de los 16 contenedores del ensayo. En cada contenedor se colocaron 6 submuestras de cada especie para incrementar la representatividad de la especie en cada unidad experimental.

Protocolo de mediciones

El 22 de julio de 2008 luego de un período de aclimatación de las plantas en su nivel hídrico correspondiente comenzaron las mediciones. El trabajo incluyó datos obtenidos durante 2 meses de mediciones semanales. El día 22 de septiembre de 2008 se realizó la cosecha final del experimento. Durante el ensayo se marcaron 3 macollos de distintas cohortes en cada planta, y en cada uno de ellos 3 hojas emergidas en diferentes momentos del ensayo. El macollo principal fue marcado el día 22 de julio con un anillo de alambre blanco. En la misma fecha se marcó en dicho macollo, con un punto de marcador permanente, una hoja recientemente emergida. Este proceso se repitió en cada planta para otros dos macollos. En total se marcaron 1152 macollos y 3456 hojas (en las 384 plantas).

-En macollos y hojas marcados se registró **semanalmente**:

- 1) Largo de hoja verde (mm): porción verde de la hoja
- 2) Largo final de hoja (mm): estimada una vez que se completó la elongación foliar
- 3) Largo de hoja senescido (mm de hoja amarilla)
- 4) Número de hojas vivas por macollo
- 5) Número de macollos vivos

-En la **cosecha final** se determinó:

- 6) Biomasa aérea (g): peso seco aéreo incluyendo macollos vegetativos y reproductivos
- 7) Biomasa radical (g): peso seco de raíces
- 8) Número de macollos finales

-Con los datos obtenidos se **estimó**:

- 9) Tasa de elongación foliar (mm/día) –TEF-: largo final alcanzado por la hoja completamente expandida dividido el periodo de tiempo que duró la elongación
- 10) Tasa de senescencia foliar (mm/día) –TSF-: mm de tejido amarillo dividido el tiempo que demandó su aparición
- 11) Tasa de macollaje (Nºmacollos aparecidos/día)
- 12) Biomasa por macollo (g/macollo): biomasa aérea total dividido número de macollos totales por planta
- 13) Biomasa total (g): biomasa aérea + biomasa radical
- 14) Relación biomasa aérea/radical (g)

Variables respuesta

Las variables-respuesta medidas fueron agrupadas en dos categorías excluyentes. Por un lado, llamamos rasgos de producción a aquellos que se consideraron más estrechamente asociados a la "aptitud Darwiniana" o *fitness*, aún cuando no forman parte de las variables que lo componen (supervivencia y fecundidad). Estos rasgos de producción son la biomasa total, la biomasa aérea y el número de macollos, y todos representan una medida de crecimiento. El crecimiento es una medida clara de performance y por tanto está estrechamente relacionada con el *fitness* (Fig. 2.2). Por otro lado, se estudió un segundo grupo de rasgos vinculados con los mecanismos de ajuste de las plantas ante los cambios en el ambiente y que podrían estar asociados con mecanismos de respuesta ante estrés hídrico. Muchos de estos rasgos fueron estudiados en otras especies de ambientes estresantes con el objetivo de evaluar su sensibilidad a la sequía (Grime 1979, Poorter y Nagel 2000). A este segundo grupo, que se llamó de rasgos mecanísticos, pertenecen la tasa de elongación foliar, la tasa de senescencia foliar, la tasa de macollaje, la relación biomasa aérea/radical, la biomasa radical, el largo de hoja y la biomasa por macollo.

Análisis de los datos

Los resultados fueron analizados mediante el paquete estadístico InfoStat (Departamento de Estadística Aplicada, Universidad Nacional de Córdoba) utilizando un análisis de varianza (ANVA) y comparaciones de medias con el test de Tukey con un nivel de significación del 5%. Se utilizó transformación de raíz cuadrada para los 3 rasgos que no cumplían con el supuesto de homogeneidad de varianzas del ANVA: biomasa total, biomasa aérea y biomasa por macollo. En todos los demás casos los supuestos de homogeneidad, normalidad y supuesto de aditividad bloque por tratamiento se cumplieron. Los resultados se presentaron gráficamente mediante normas de reacción: característica fenotípica (variable respuesta) en función del gradiente ambiental que en este caso fue el nivel de estrés hídrico. Cuando las pendientes de las normas de reacción de las especies resultaron similares (curvas paralelas), eso fue interpretado como similar plasticidad para dicho carácter fenotípico, y una falta de compromiso (*trade-off*) entre tolerancia y performance (Sambatti y Caylor 2007).

A manera de resumen se calculó, para cada especie, un índice de plasticidad –IP– (Valladares *et al.* 2000) que integra diversas variables respuesta, es decir, diversos rasgos. Se calculó un IP promedio incluyendo todos aquellos rasgos directamente asociados con *fitness*, por otro lado, un IP promedio incluyendo todos los rasgos *mecanísticos* y por último un IP total que incluye todos los rasgos estudiados en el experimento:

$$IP = (M_{\text{máx}} - M_{\text{mín}}) / M_{\text{máx}}$$

Siendo $M_{\text{máx}}$ la media del tratamiento con los valores mas altos en su respuesta (testigo) y $M_{\text{mín}}$ la media del tratamiento en donde las respuestas fueron las mas bajas (sequía máxima).

2.3 Resultados

Los tres rasgos evaluados **a escala hoja** (TEF, TSF y largo de hoja) presentan una interacción significativa sequía por especie -S × sp- (Figura 2.6, Tabla 2.1). En la mayor parte de los casos los valores de estos rasgos disminuyen por efecto de la sequía, aún, cuando lo hacen en distinto grado (con excepción de la tasa de senescencia foliar de *P. ligularis*, *F. pallescens* y *P. speciosa* que se mantuvieron constantes a lo largo del gradiente). A bajos niveles de sequía *Bromus pictus* difiere significativamente de las otras especies (Figura 2.6), a medida que el estrés aumenta estas diferencias se reducen hasta desaparecer en los niveles de mayor sequía. Los valores de senescencia (TSF) presentados por *B. pictus* resultaron en promedio mayores que los valores de elongación foliar (TEF). Al comparar entre especies, *B. pictus* presenta para los tres rasgos estudiados, valores promedio superiores, mientras que en sequía extrema *B. pictus* presenta valores inferiores o similares a los de las otras especies. En cuanto a las tres especies restantes, al aumentar el estrés *F. pallescens* es la más afectada (pendiente más pronunciada) seguida por *P. ligularis* y *P. speciosa* que muestran los menores efectos debidos al estrés.

		Efecto sequía		Efecto especie		Sequía × especie	
		F	p	F	p	F	p
Hojas	TEF: Tasa elongación foliar	16,61	<0,01**	67,68	<0,01**	3,79	<0,01**
	TSF: Tasa senescencia foliar	5,34	0,020*	20,55	<0,01**	6,95	<0,01**
	Largo final de hoja	14,57	<0,01**	36,76	<0,01**	12,68	<0,01**
Macollos	Biomasa por macollo	3,25	0,07	232,28	<0,01**	1,51	0,18
	Tasa de macollaje	29,50	<0,01**	26,30	<0,01**	2,72	0,016*
	Nº final macollos	32,07	<0,01**	24,38	<0,01**	2,74	0,015*
Planta completa	Biomasa aérea	12,39	<0,01**	78,89	<0,01**	5,61	<0,01**
	Biomasa radical	0,51	0,69	40,45	<0,01**	2,02	0,07
	Biomasa total	6,20	0,014**	63,25	<0,01**	5,94	<0,01**
	Biomasa aérea/radical	15,04	<0,01**	26,17	<0,01**	0,82	0,60

Tabla 2.1: Tabla de resultados del análisis de varianza (ANVA). Se evaluó la respuesta de las 4 **especies** (factor 1: especie) ante diferentes niveles de disponibilidad de **agua** (factor 2: sequía) y su **interacción** (sequía × especie) para las variables respuestas detalladas en la Figura 2.2. N= 64 para todas las variables menos para TSF cuyo N= 42. A escala de hojas se estudió: tasa de elongación foliar, tasa de senescencia foliar y largo de hoja. A escala de macollo: biomasa por macollo, tasa de macollaje y número de macollos. A escala de planta completa: biomasa aérea, radical, total y relación aéreo/radical. Los niveles de significación utilizados: (*p < 0,05; ** p < 0,001).

En el caso de los rasgos a escala de **macollo**: biomasa por macollo, tasa de macollaje y N° de macollos, la biomasa por macollo fue el único rasgo que no presentó interacción sequía × especie significativo pero si presentó efecto principal significativo para especie (Figura 2.7, Tabla 2.1). Con el aumento de la sequía hay una tendencia de disminución de la biomasa por macollo. Nuevamente *B. pictus* presenta los valores promedio superiores (5 veces más altos que los de las otras especies), *P. speciosa* los inferiores y las otras dos especies presentan valores intermedios pero similares entre sí. Las normas de reacción de biomasa por macollo para las 4 especies tienen igual pendiente, por lo tanto presentan una plasticidad similar para esta característica. En cuanto al N° de macollos y el macollaje (que presentan las mismas curvas pero con diferentes unidades) para estos rasgos se observa un patrón diferente al de los otros que fueron estudiados. Los valores más altos corresponden a *P. ligularis* y *F. pallescens* siendo *B. pictus* la especie con menor número de macollos en todo el gradiente de disponibilidad de agua. *P. speciosa* posee valores similares a *B. pictus* en condiciones de alta disponibilidad pero valores similares a los de las otras especies en condiciones de sequía. Es decir que para estos 2 rasgos, *P. speciosa*, posee a lo largo de todo el gradiente valores similares o superiores a los de *B. pictus*. A su vez, cuenta con la menor pendiente en su respuesta y por tanto la menor plasticidad en número y tasa de producción de macollos.

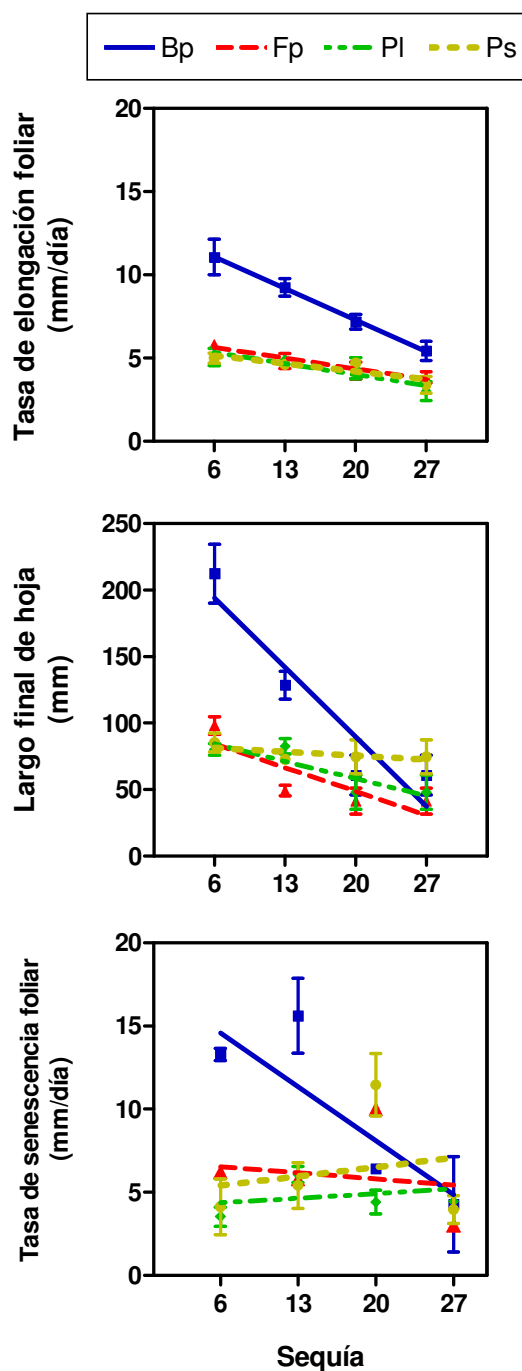


Figura 2.6: Normas de reacción de las 4 especies de gramíneas estudiadas para los 3 rasgos fenotípicos a escala de hoja. Panel 1: tasa de elongación foliar en función del gradiente de sequía (desde mayor sequía: nivel 27 cm de altura del pelo de agua, hasta testigo: nivel 6 cm de altura; ver Figura 2.5). Panel 2: Largo final de hoja en función del gradiente de sequía y Panel 3: tasa de senescencia foliar en función del gradiente de sequía. Especies: *Bromus pictus* (Bp) en color azul, *Festuca pallescens* (Fp) en color rojo, *Poa ligularis* (Pl) en color verde y *Pappostipa speciosa* (Ps) en color amarillo.

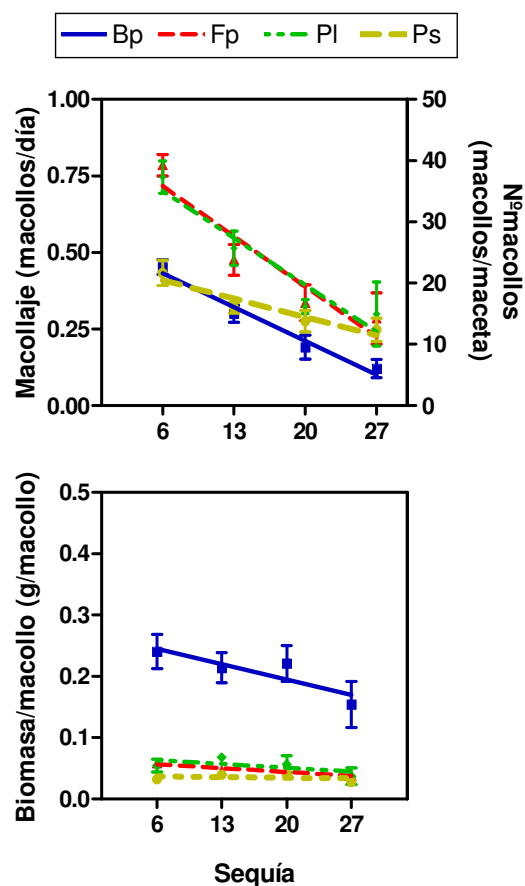


Figura 2.7: Normas de reacción de las 4 especies de gramíneas estudiadas para los 3 rasgos fenotípicos a escala de macollo. Panel 1: Número de macollos y tasa de producción de los mismos (macollaje) en función del gradiente de sequía (desde mayor sequía: nivel 27 cm de altura del pelo de agua, hasta testigo: nivel 6 cm de altura; ver Figura 2.5). Panel 2: Biomasa por macollo en función del gradiente de sequía. Especies: *Bromus pictus* (Bp) en color azul, *Festuca pallescens* (Fp) en color rojo, *Poa ligularis* (Pl) en color verde y *Pappostipa speciosa* (Ps) en color amarillo.

Para dos de los cuatro rasgos asociados con **biomasa a escala de planta completa**, la interacción estadística sequía \times especie resultó significativa (biomasa aérea y total) (Figura 2.8, Tabla 2.1). Los valores promedio superiores fueron para *Bromus pictus*, y a medida que nos desplazamos hacia el extremo seco del gradiente las diferencias entre especies disminuyen hasta convergir en el máximo nivel de sequía. *F. pallescens* y *P. ligularis* presentan valores similares e intermedios para biomasa aérea mientras que para biomasa total mostraron valores similares a los de *P. speciosa*.

La interacción sequía \times especie resultó no significativa para biomasa aérea/radical y en el caso de biomasa radical ($p=0,07$) se encontró una fuerte tendencia. En ambos casos hubo efecto de especie y sólo hubo efecto de sequía para la partición aéreo/radical. Para biomasa radical, *F. pallescens* y *P. ligularis* mostraron valores similares entre sí e inferiores a los de las otras especies. Por su parte *B. pictus* mostró una tendencia de disminución de la biomasa radical por efecto del estrés, *P. speciosa* presentó una tendencia al aumento de la misma por efecto de la sequía. La mayor partición hacia raíces corresponde a *P. speciosa* independientemente de la disponibilidad de agua mientras que la menor partición se observó para *P. ligularis*.

Como se mencionó anteriormente, *B. pictus* difiere de las demás especies presentando valores promedio superiores en biomasa total, radical y aérea. Por su parte *P. speciosa* presenta en todos los casos (menos en biomasa radical) los valores más bajos a lo largo de todo el gradiente y su pendiente no difiere de cero siendo, para la mayoría de los rasgos, la especie que presenta menor plasticidad fenotípica.

Por último la biomasa por macollo, al igual que la biomasa radical, en caso de presentar una tendencia marcada, fueron los únicos rasgos que mostraron interacciones no significativas y que tampoco presentaron efecto de la sequía. Es decir que todas las especies mantienen el tamaño de macollos constante a lo largo del gradiente de disponibilidad de agua (tamaño que difiere entre especies -efecto de especie $p<0,01$). La elevada plasticidad en el número de macollos parecería ser la vía mediante la cual las 4 especies alcanzan una biomasa por macollo constante, fija, a lo largo del gradiente ambiental.

Los índices de plasticidad muestran, para los rasgos íntimamente asociados con *fitness*, diferencias significativas entre especies (Figura 2.9). Sin embargo para los rasgos mecanísticos solo se observan tendencias. En el primer caso la especie con mayor plasticidad es *B. pictus* seguida por *F. pallescens*, *P. ligularis* y *P. speciosa* con la menor plasticidad. El mismo patrón se observa al integrar los índices de plasticidad de todos los rasgos en un IP total (Figura 2.9 panel 3). El IP integrado ubica a *P. speciosa* como la especie menos plástica en estos atributos ante cambios en la disponibilidad de agua mientras que en el otro extremo están *B. pictus* y *F. pallescens* como las especies más plásticas.

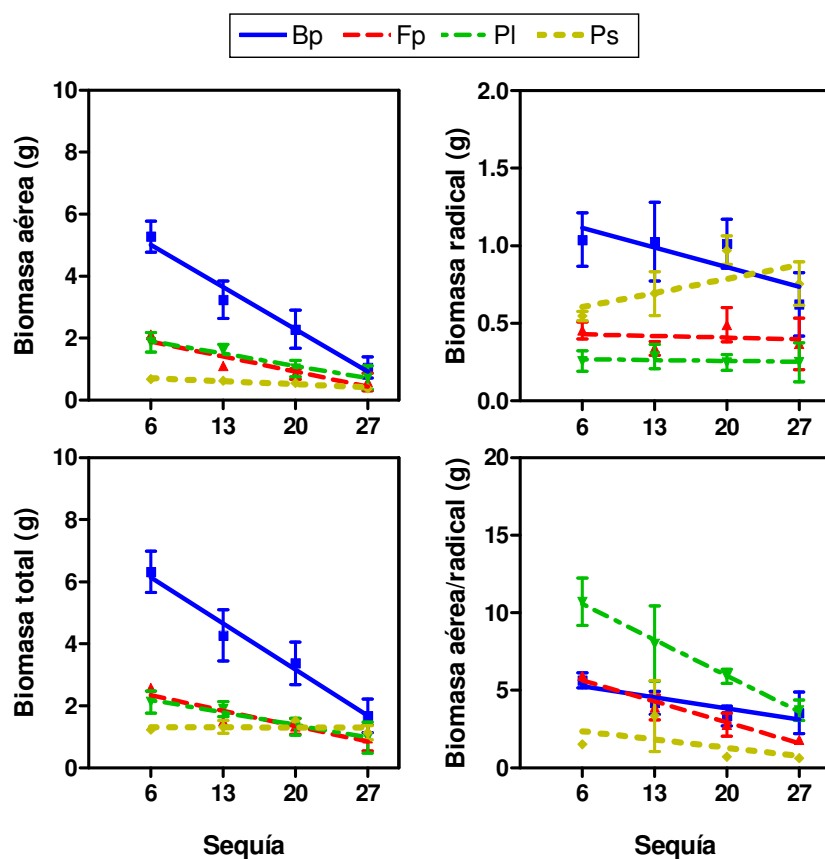


Figura 2.8: Normas de reacción de las 4 especies de gramíneas estudiadas para los 4 rasgos fenotípicos a escala de planta completa. Panel superior izquierdo: biomasa aérea en función del gradiente de sequía (desde mayor sequía: nivel 27 cm de altura del pelo de agua, hasta testigo: nivel 6 cm de altura; ver Figura 2.5). Panel superior derecho: Biomasa radical en función del gradiente de sequía. Panel inferior izquierdo: biomasa total en función del gradiente de sequía. Panel inferior derecho: relación entre la biomasa aérea y la radical (partición) en función del gradiente de sequía. Especies: *Bromus pictus* (Bp) en color azul, *Festuca pallescens* (Fp) en color rojo, *Poa ligularis* (Pl) en color verde y *Pappostipa speciosa* (Ps) en color amarillo.

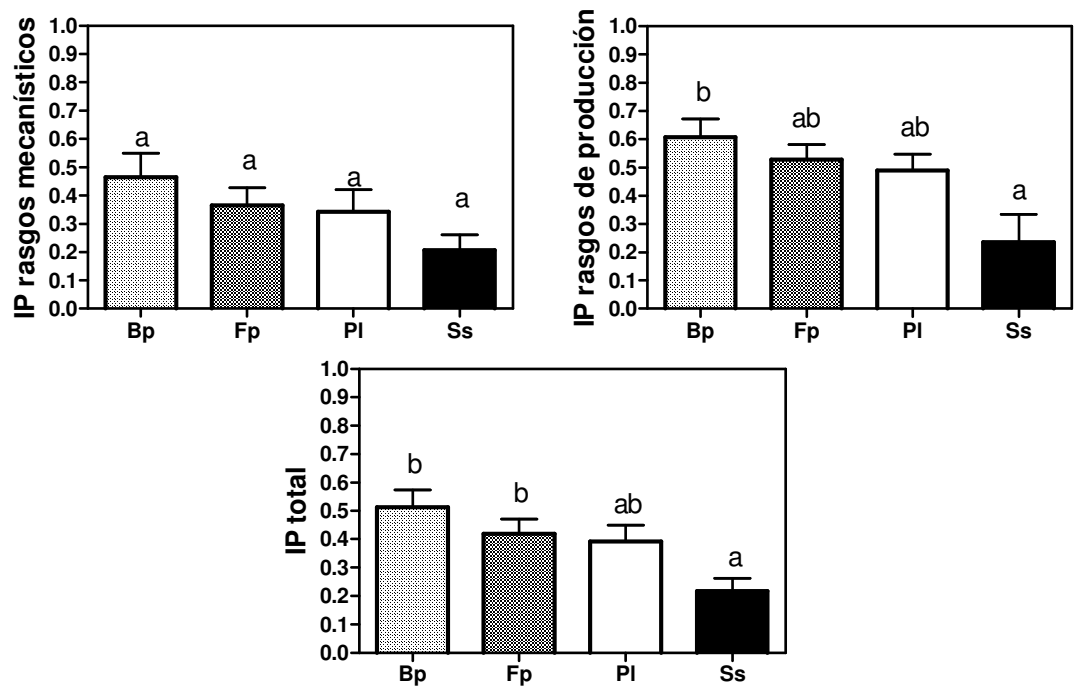


Figura 2.9: Índice de plasticidad propuesto por Valladares *et al.* (2000), $IP = \frac{M_{\text{máx}} - M_{\text{mín}}}{M_{\text{máx}}}$. Se representan los promedios por especie incluyendo todos los rasgos mecánicos y de crecimiento por separado y en conjunto (total). Panel 1: promedio de IP para todos los rasgos mecánicos (TEF, TSF, largo hoja, biomasa macollo, biomasa raíces, partición). Panel 2: promedio de IP para todos los rasgos de producción o de *fitness* (biomasa aérea, biomasa total, N° de macollos). Panel 3: promedio de IP de todos los rasgos en conjunto. *B. pictus* (Bp), *F. pallescens* (Fp), *Poa ligularis* (Pl) y *P. speciosa* (Ps)

2.4 Discusión

Las 4 especies estudiadas presentaron diferencias en plasticidad para la mayoría de las características fenotípicas evaluadas. Las especies más xeromórficas resultaron las menos plásticas. La especie originaria del ambiente más productivo no presentó la mayor plasticidad.

Las diferencias entre las pendientes de las normas de reacción de las 4 especies resultaron en interacciones significativas entre sequía y especie para 7 de las 10 variables respuesta (Tabla 2.1). Las únicas excepciones fueron la biomasa por macollo, la partición aéreo/radical y, con valores marginalmente significativos, la biomasa radical.

De manera general, *P. speciosa* fue la especie cuyas normas de reacción presentaron las pendientes menos pronunciadas en los rasgos de crecimiento, mostrando pendientes que no diferían de cero en 6 de las 10 casos (Figura 2.9). Es decir que la disminución del crecimiento por efecto del estrés fue menor para esta especie e incluso se revirtió, mostrando un aumento en la biomasa radical por efecto del estrés (plasticidad positiva). A su vez, esta especie presentó alta plasticidad fenotípica (comparable a la de las especies mas plásticas) en partición aéreo/radical (Fig 2.10). La alta plasticidad ante sequía en rasgos asociados con una mejor economía hídrica sumada a la baja plasticidad en rasgos vinculados con rendimiento (variables de fitness), convierten a *P. speciosa* en la especie más tolerante a sequía en su comunidad. Esto coincide con lo observado en los valores de IP (Figura 2.9), al integrar los rasgos los valores de *P. speciosa* resultaron ser los más bajos.

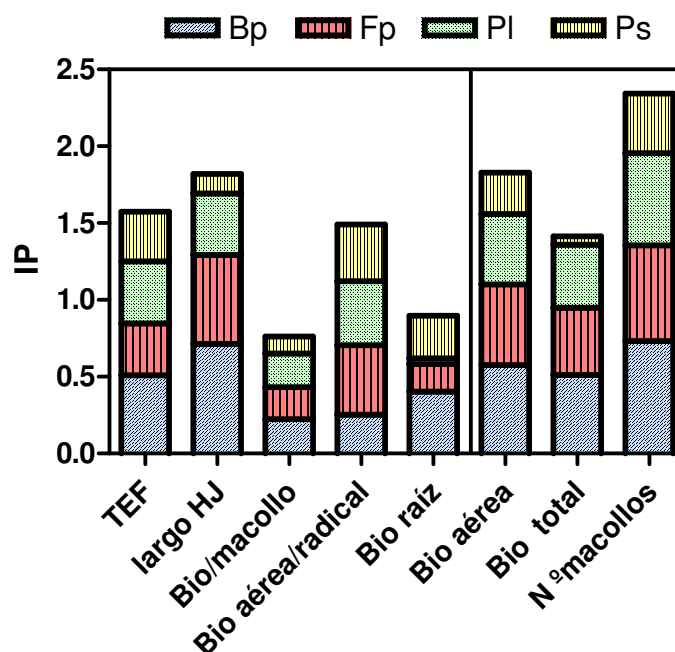


Figura 2.10: Índice de plasticidad propuesto por Valladares *et al.* (2000), $IP = M_{\text{máx}} - M_{\text{mín}} / M_{\text{máx}}$ de las 4 especies para cada uno de los rasgos evaluados. En el cuadrante derecho se presentan los rasgos directamente asociados con el fitness, rasgos de producción: biomasa aérea, biomasa total y número de macollos. En el cuadrante de la izquierda, se muestran los rasgos mayormente asociados con los mecanismos de respuesta ante cambios en el ambiente, rasgos mecanísticos: tasa de elongación foliar, largo de hoja, biomasa por macollo y partición. *Bromus pictus* (Bp), *Festuca pallescens* (Fp), *Poa ligularis* (Pl) y *Pappostipa speciosa* (Ps)

En el extremo opuesto, *B. pictus* presentó las mayores disminuciones en crecimiento por efecto de la sequía (biomasa total, número de macollos, biomasa radical, TEF, etc). Esto se observa en las pendientes negativas y pronunciadas de las normas de reacción. A medida que aumentó el estrés *B. pictus*, se vió más afectada que las otras especies en sus valores de biomasa total, radical y aérea y en sus tasas fisiológicas (TEF, TSF, macollaje). Esta tendencia se evidencia en su valor de IP global (Figura 2.9) que resultó ser el mayor de todas las especies (y similar al de *F. pallescens*). Por tanto *B. pictus* sería la especie con mayor sensibilidad ante una disminución en la disponibilidad de agua.

Encontramos que cada especie respondió de manera diferente ante la disminución en la disponibilidad hídrica (falta de paralelismo entre las normas de reacción). A su vez, las 4 especies mostraron diferencias en crecimiento potencial, en ausencia de limitación hídrica (gráficamente se ve en la ordenada al origen de las normas de reacción). Esto deja en evidencia la existencia de un compromiso o *trade-off* entre crecimiento potencial en condiciones de buena disponibilidad de agua y de tolerancia en condiciones de limitación, revelado estadísticamente por la interacción sequía \times especie. Las especies con mejor desempeño (performance) en condiciones de alta

disponibilidad hídrica resultaron las más afectadas por la sequía con valores iguales o menores a los de las otras especies cuando se hallaban en condiciones de alto estrés. Es por eso que estas especies de mayor crecimiento potencial, según los resultados, serían las menos tolerantes a sequía (acorde con el modelo de Grime 1979). De la misma forma, las especies con una disminución menos marcada, en rasgos de crecimiento, por efecto de la sequía como *P. speciosa* serían las más tolerantes a sequía (estrategia de “tolerantes a sequía” *sensu* Grime 1979). La economización del agua estaría asociada con un bajo metabolismo que le imposibilitaría traducir en crecimiento un pulso extra de agua pero que le permitiría a estas especies mantener casi constantes los niveles de crecimiento ante una situación de sequía extrema.

El ranking de tolerancia a sequía resultante es:

***P. speciosa* > *P. ligularis* > *F. pallescens* ≥ *B. pictus*.**

P. speciosa resultó la especie menos sensible a sequía en producción de biomasa verde (macollos, hojas, biomasa). Fue la única de las cuatro especies que presentó biomasa total similar en todo el rango de disponibilidades de agua aún cuando mostró una disminución en biomasa aérea. Este patrón resultó del aumento de la biomasa radical bajo condiciones de sequía extrema (Figura 2.8), siendo la especie más plástica en producción de biomasa radical de las 4 especies estudiadas. *P. speciosa* estaría priorizando la partición hacia raíces en todo el rango de disponibilidad de agua (presentó los valores más bajos para este rasgo). La menor sensibilidad de *P. speciosa* ante sequía posiblemente esté vinculada con estos patrones de asignación de recursos, permitiéndole mantener los niveles de producción de biomasa en un ambiente altamente estresante, y, posiblemente, contribuyendo a su dominancia en el distrito occidental patagónico (Tilman 1988, Soriano 1956, Golluscio *et al.* 2005).

B. pictus fue la especie más afectada por el estrés hídrico en rasgos de crecimiento. Presentó la mayor disminución en la producción de biomasa (aérea, radical y total), de macollos (junto con *F. pallescens* y *P. ligularis*) y de hojas (TEF, largo de hoja). Las plantas de esta especie poseen macollos más grandes (de mayor biomasa) pero en menor cantidad que los de las demás). En buenas condiciones de hidratación, presentó el mayor largo de hoja (más del doble que las otras especies) pero sus hojas senescen rápidamente, revelando una mayor tasa de recambio o *turnover*, clásicamente asociado a una alta tasa de crecimiento relativa máxima, $RGR_{\text{máx}}$ (Reich 1998). El tiempo y costo de producción de cada uno de estos macollos sería mayor, lo que repercute en el número de macollos que puede producir por unidad de tiempo (Figura 2.7). Con el incremento de la sequía, fue la única especie que disminuyó más de un 50% los valores para la mayoría de los rasgos estudiados. Sin embargo, también fue el único caso en el que se observó una disminución de la TSF. Esto estaría señalando una mayor longevidad de las hojas bajo condiciones de sequía extrema, como posible mecanismo que permite mantener las tasas fotosintéticas. Podría, de esta manera, compensar la baja producción de biomasa bajo estrés. Este patrón de aumento del tiempo de vida de las hojas con el aumento de la

sequía ya fue descrito en una herbácea perenne de desierto *Cryptantha flava* (Casper *et al.* 2001). Chabot y Hicks (1982) propusieron el aumento del tiempo de vida de las hojas y la reducción del turnover foliar como estrategia adaptativa ante sequía puesto que minimiza los costos de construcción de hojas (Casper *et al.* 2001)

P. ligularis fue la especie con menor asignación de recursos a raíces. La biomasa aérea y total presenta valores intermedios, al igual que *F. pallescens*. También, al igual que esta última, posee el mayor número de macollos en condiciones de buena hidratación y un número similar al de *P. speciosa* en condiciones de sequía extrema. En todo el rango de disponibilidades, *P. ligularis* y *F. pallescens* producen un mayor número de macollos pero de menor biomasa que *B. pictus*. Es decir, asignan recursos a producir más cantidad de macollos pero de menor costo (menor biomasa, con hojas más cortas y mayor tiempo de vida) que en el caso de *B. pictus*.

Aún cuando las normas de reacción de *B. pictus* fueron las más pronunciadas, en general, el crecimiento de esta especie (biomasa total, biomasa aérea, TEF, largo de hoja, biomasa por macollo) resultó superior al de las otras en todos los niveles de disponibilidad de agua excepto en sequía extrema. La mayor plasticidad de *B. pictus* sería adaptativa en el rango de disponibilidades hídricas estudiadas principalmente a partir de sequía intermedia y hacia el extremo húmedo del gradiente. Esta especie bajo condiciones de media a buena disponibilidad de agua puede capitalizar el recurso convirtiéndolo en producción de biomasa. Sin embargo en sequía extrema *B. pictus* se ve notoriamente afectada por el estrés en la mayoría de los rasgos e incluso en supervivencia (Figura 2.11; $p < 0,01$). *B. pictus* esta pagando en supervivencia el costo de la plasticidad hacia el extremo seco del gradiente.

Por su parte *P. speciosa* sería menos sensible ante esta alta disponibilidad de recurso lo que estaría asociado a su vez con un menor efecto detrimental ante condiciones de escasez. Para esta última especie el pulso extra de recurso no sería traducido en un aumento del crecimiento lo que resulta en valores constantes de biomasa total (al menos para el rango de disponibilidades de agua estudiadas). Esta estrategia también parecería ser adaptativa en los rangos estudiados principalmente desde sequías intermedias y hacia el extremo seco del gradiente. *P. speciosa* estaría pagando el costo de tolerar la sequía con un bajo desempeño (performance) cuando se encuentran en condiciones de alta disponibilidad de agua.

Sería esperable que *F. pallescens* (dominante en la comunidad más húmeda) se encontrara en el extremo opuesto a *P. speciosa* en el gradiente de plasticidad. Sin embargo, *F. pallescens* presenta valores intermedios. *F. pallescens* optimizaría la captación de recursos en un ambiente de humedad intermedia con una tasa de crecimiento intermedia que le permite una mayor captación de los pulsos de agua evitando a su vez comprometer la supervivencia ante condiciones de limitación hídrica. Desplazándonos sobre un gradiente de disponibilidad de agua, la comunidad de *F. pallescens* sería una comunidad intermedia entre la climáxica de *P. speciosa* y una comunidad climáxica de *B. pictus*. En el ambiente en que domina *F.*

pallescens, la selección habría favorecido un genotipo relativamente tolerante y relativamente plástico.

Tanto la tolerancia ante la limitación como la plasticidad, poseen un alto costo asociado, ello determina un compromiso entre ambos (Steinger *et al.* 2003). En ambientes más pobres, la selección sobre caracteres de tolerancia a sequía actuaría como modelador de la composición de la comunidad mientras que en ambientes menos limitados sería la plasticidad. En ambientes pobres la selección favorecería genotipos especializados en tolerar las limitaciones aún en detrimento de la capacidad de crecimiento bajo condiciones de buena disponibilidad (condiciones menos frecuentes). En estos ambientes la limitación es la condición más frecuente. En ambientes ricos la selección favorecería genotipos más plásticos, generalistas, con la capacidad de capitalizar el recurso y de responder ante cambios en el ambiente. Ello a su vez posibilitaría la persistencia ante un evento climático-ambiental que genere una disminución de los recursos.

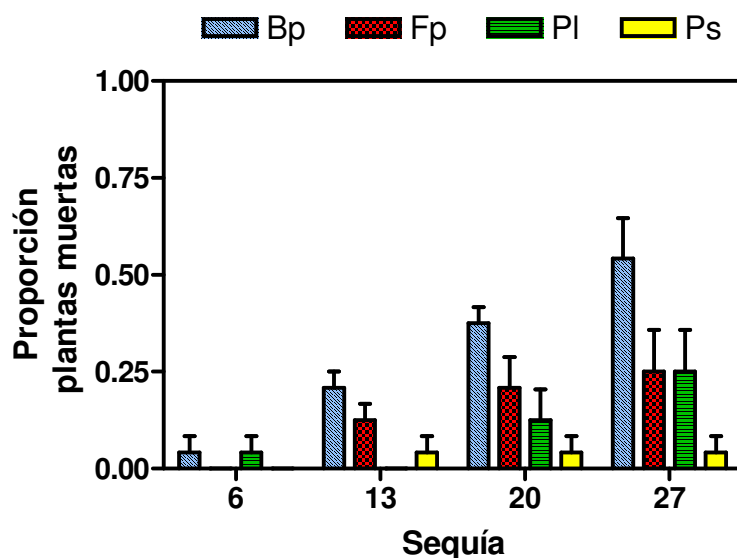


Figura 2.11: Mortalidad como proporción de plantas muertas en cada nivel hídrico (desde testigo: nivel 6 hasta sequía extrema: nivel 27). *B. pictus* (Bp), *F. pallescens* (Fp), *P. ligularis* (Pl) y *P. speciosa* (Ps).

La condición de sequía frecuente en conjunto con una heterogeneidad ambiental que genere parches espaciales y/o temporales de disponibilidad de recursos, podrían estar seleccionando a favor de genotipos de plasticidad intermedia que por un lado posean caracteres de tolerancia a sequía (fijos) y por otro posean la capacidad de ajuste fenotípico ante las condiciones de buena disponibilidad en los parches. Esta estrategia intermedia entre la estrategia de *B. pictus* (alta plasticidad) y de *P. speciosa* (alta tolerancia), resulta de la inversión tanto en rasgos de tolerancia como en rasgos plásticos asociados a crecimiento y podría representar los patrones observados para *P. ligularis*.

Capítulo 3

Tasa de crecimiento relativo máximo y estrategias de tolerancia a sequía

3.1 Introducción

Muchos estudios han analizado las comunidades vegetales y los mecanismos que posibilitan la coexistencia de las especies que las componen. Estas especies se encuentran sometidas a las mismas presiones selectivas, relacionadas con las características del ambiente como la disponibilidad de nutrientes u otros recursos, la presencia de herbívoros, patógenos, etc.

En 1979 Grime propuso que la selección que ejercen sobre la comunidad vegetal los ambientes ricos o productivos (con elevada disponibilidad de recursos) favorece la presencia de especies que poseen una alta habilidad para competir por los recursos. En estos ambientes ricos las especies dominantes serían las denominadas *especies competitivas*. En contraposición, en los ambientes pobres, con condiciones adversas y con baja disponibilidad de recursos la selección favorecería a las especies *tolerantes a estrés*. En este tipo de ambientes la competencia sería un factor de selección mucho menos importante (Grime 1977, 1979, Chapin 1980, Poorter y Remkes 1990).

Sin embargo, otros autores (Tilman 1988) al analizar los procesos que determinan la diversidad de cada ambiente subrayan la relevancia de entender la diferenciación en la dinámica del uso de los recursos. Bajo esta lógica, las especies vegetales que coexisten consumen los mismos recursos y por tanto en todos los ambientes la competencia es intensa. Lo que varía entre ambientes es la identidad del recurso limitante y por tanto la identidad del recurso por el que las especies competirán. En ambientes productivos, con alta cobertura vegetal, el recurso limitante es la luz; en ambientes pobres, la limitación está dada por los nutrientes y/o el agua y es por eso la competencia será subterránea. Para Tilman (1982, 1986) las especies competitivas se encuentran en todos los ambientes y son aquellas que toleran mejor las bajas disponibilidades del recurso limitante.

Tanto la perspectiva de Grime (1979) como la de Tilman (1988) hacen énfasis en el estudio de las estrategias de uso de los recursos en función de su disponibilidad en los ambientes en los que estas comunidades evolucionaron. Llevada la idea al extremo, la diferenciación en dichas estrategias estaría determinada por el ambiente como si cada uno de estos ambientes fuera internamente homogéneo y no hubiese posibilidad de diferenciación funcional entre las especies que coexisten en una comunidad (a escala de micrositio o “parche”). Sin embargo, se sabe que los ambientes son heterogéneos y por lo tanto las diferencias entre parches podrían ser tan importantes como las diferencias entre ambientes. La pregunta, entonces, es: *De igual manera que se encuentran diferencias entre especies de ambientes*

contrastantes ¿es posible para especies que coexisten en un dado ambiente diferenciar a las especies según su estrategia de uso de los recursos?

En un ambiente con baja disponibilidad de agua como son los sistemas áridos y semiáridos hay una importante presión selectiva. Bajo esta presión, algunas especies son más exitosas que otras; sin embargo, estos ambientes no son una excepción y en ellos coexiste más de una especie. La persistencia en estos ambientes es posible siempre que las especies logren atravesar largos períodos de deficiencia de agua, lo que equivale a decir que una característica en común de todas las especies que forman parte de una comunidad árida es la resistencia a la sequía. De todos modos, retomando el argumento del párrafo anterior *¿es posible en un sistema semiárido distinguir a las especies que allí coexisten según sus estrategias del uso del agua?* Para responder esta pregunta se propuso utilizar el mismo enfoque de Grime (gradiente de tolerantes → competidoras), pero bajo la premisa de que se puede encontrar heterogeneidad de estrategias en las especies que coexisten en un ambiente, al igual que la que se encuentra entre especies de distintos ambientes.

Para determinar si una especie es competitiva o tolerante, Grime (1979), y luego otros autores (e.g., Chapin 1980, Lambers *et al.* 1998), han propuesto como indicadora una variable relacionada con la capacidad de crecimiento de cada especie: su tasa de crecimiento relativo máximo ($RGR_{m\acute{a}x}$). El $RGR_{m\acute{a}x}$ entonces, es una medida de la potencialidad de cada especie cuando no está limitada por el ambiente durante la fase de crecimiento casi exponencial que se da en los primeros días posteriores a la emergencia, y debe ser medido en condiciones cercanas al óptimo (Briggs 1928 *fide* Grime y Hunt 1975).

Las especies con alto $RGR_{m\acute{a}x}$ serían especies con estrategia de competidoras, más aptas fisiológicamente para captar los recursos disponibles y traducirlos en crecimiento y reproducción, mientras que las especies de baja $RGR_{m\acute{a}x}$ serían especies con estrategias de tolerancia (Grime 1977, 1979, Chapin 1980, Poorter y Remkes 1990). La fuerte correlación encontrada entre el $RGR_{m\acute{a}x}$ de las especies y su presencia en determinados ambientes llevó a proponer que la presión de selección estaría actuando sobre el $RGR_{m\acute{a}x}$ (Grime y Hunt 1975, Chapin 1980) o sobre alguno de sus componentes como el área foliar específica SLA (Lambers y Dijkstra 1987, Grime 1979, Coley *et al.* 1985).

Un mayor $RGR_{m\acute{a}x}$ está asociado a una mayor estatura de las plantas, mayor capacidad de expansión lateral, tanto aérea como subterránea, y la tendencia a cubrir el suelo con una capa gruesa de broza. Estas especies presentan a su vez tejidos de baja densidad (baja biomasa seca por unidad de volumen) y se caracterizan por tener hojas con una importante fracción de mesófilo (Ryser y Lambers 1995, Reich 1998, Wright y Westoby 1999, Garnier y Laurent 1994, Van Arendonk y Poorter 1994). Estas características favorecerían la captación de luz, agua, nutrientes minerales – y, en general, “espacio”.

Un menor $RGR_{m\acute{a}x}$ está asociado con una menor capacidad fotosintética y de absorción de nutrientes, y alta concentración de

metabolitos secundarios (Grime 1977, Chapin 1980, Bryant *et al.* 1983, Tilman 1988, Chapin *et al.* 1993). Se trata de especies que poseen tejidos más densos, tales como los de las hojas esclerificadas (Garnier y Laurent 1994), los que favorecen tanto la persistencia de los órganos como la conservación de los recursos (Garnier *et al.* 2004, Van Arendonk y Poorter 1994). Estas características posibilitan una baja demanda de recursos, lo que evita su agotamiento en el entorno inmediato y, gracias a las bajas tasas de incorporación de fotosintatos y nutrientes hacen posible la acumulación de reservas. Por último estas especies tienen la capacidad de sobrevivir durante períodos en los cuales el crecimiento no es posible (Grime y Hunt 1975).

La relación entre el $RGR_{m\acute{a}x}$ y las estrategias de las especies sometidas a estrés fue extensamente estudiada en ambientes sujetos a deficiencias en nutrientes (Kruckeberg 1954, Beadle 1954, Bradshaw *et al.* 1964, Hackett 1967, Clarkson 1967, Parsons 1968, Higgs y James 1969 *fide* Grime y Hunt 1975) y en ambientes con baja intensidad lumínica (Loach 1970, Cooley *et al.* 2004) pero existen pocos trabajos que relacionen al $RGR_{m\acute{a}x}$ con el déficit hídrico. En estos y otros estudios se describen algunas correlaciones entre el $RGR_{m\acute{a}x}$ y características morfológicas y fisiológicas de las plantas que serían las responsables de la performance de cada especie en su ambiente natural. En la Figura 3.1 se pueden ver algunas de dichas correlaciones. En el caso de tamaño de semilla, partición aéreo/radical y longitud foliar se trata de variables íntimamente asociadas con el éxito en ambientes con baja disponibilidad de agua. Especies con semillas más grandes y con hojas más cortas son más comunes en ambientes con sequías frecuentes, y poseen un menor $RGR_{m\acute{a}x}$. Por su parte, especies con alto $RGR_{m\acute{a}x}$ poseen alta área foliar específica, con una mayor capacidad fotosintética por poseer también hojas mas largas; estas especies tendrían ventajas en ambientes con menos limitaciones de recursos.

Resumiendo, dentro de este marco teórico, el $RGR_{m\acute{a}x}$ sería un indicador de grado de habilidad competitiva y del grado de tolerancia a estrés *sensu* Grime (1979), de las especies. Las especies que coexisten en un ambiente limitado en agua poseen la capacidad de tolerar dichas condiciones (han logrado persistir aun con el filtro ambiental que implica la sequía). Por tanto, expresando las preguntas de más arriba de un modo más operacional: *¿las especies que viven y coexisten en un ambiente semiárido presentarán diferencias en su $RGR_{m\acute{a}x}$?* En caso de encontrar diferencias en el $RGR_{m\acute{a}x}$ entre las especies ¿se pueden asociar las diferencias en $RGR_{m\acute{a}x}$ a diferencias en las estrategias del uso del agua? Es decir *¿las diferencias de $RGR_{m\acute{a}x}$ coinciden con las diferencias en caracteres xeromórficos presentes en las especies (detallados en el capítulo 1)?* *¿Especies provenientes de dos ambientes contrastantes en precipitación presentarán mayor diferencia en su $RGR_{m\acute{a}x}$ que especies que coexisten en un mismo ambiente con igual régimen de precipitación?* Esto da origen a la hipótesis del presente capítulo.

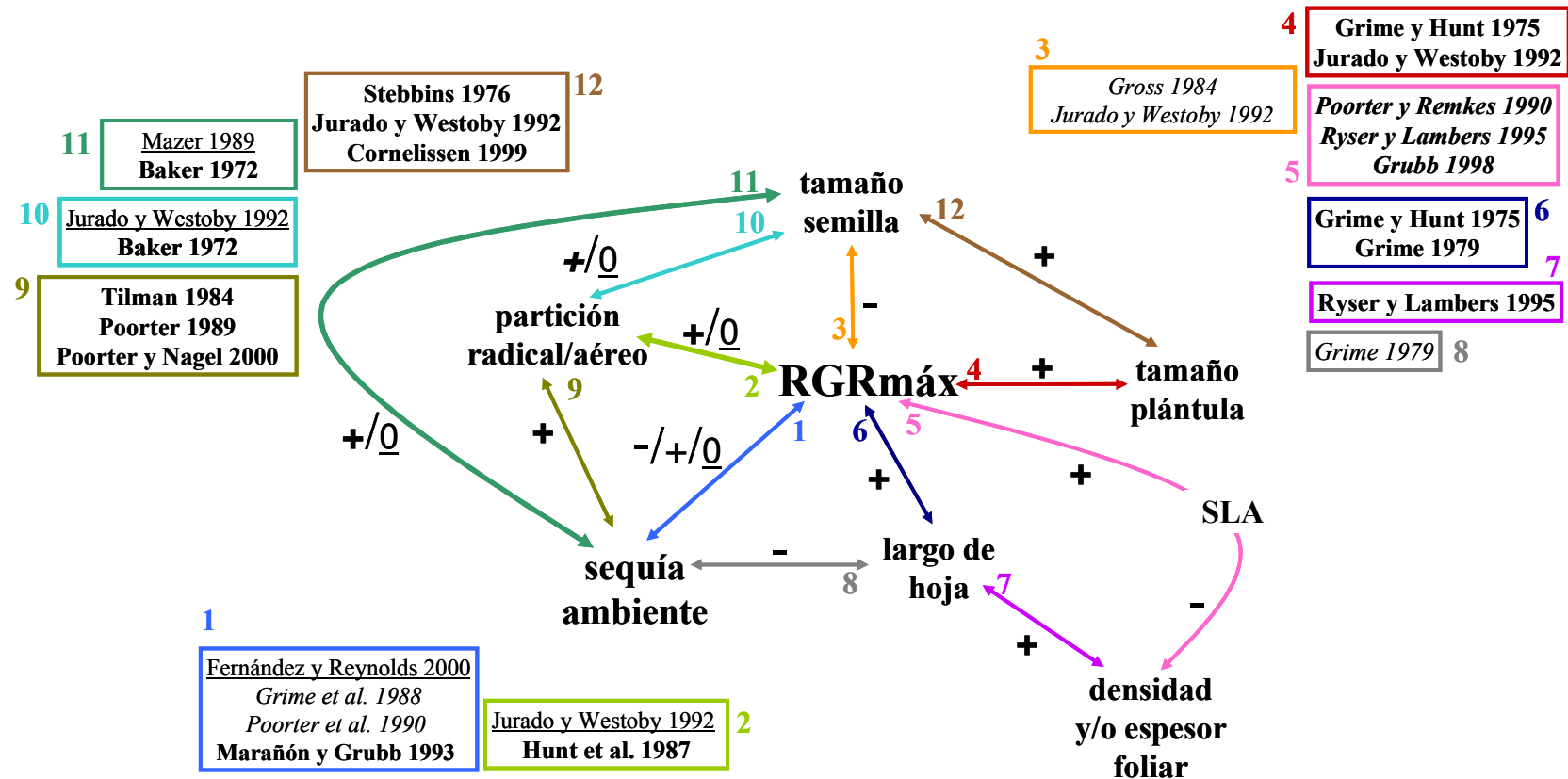


Figura 3.1: Resumen de las relaciones encontradas en la bibliografía, entre el RGR, la sequía y diversas variables de las plantas vinculadas con ambas. FLECHAS: los signos positivos de las flechas indican correlaciones positivas entre las características, los signos negativos indican correlaciones negativas y los 0 indican falta de correlación. BIBLIOGRAFÍA: la bibliografía asociada con cada flecha se encuentra detallada en el recuadro correspondiente. Las citas en *cursiva* son las correspondientes a las correlaciones negativas, las citas subrayadas a las neutras y en **negritas** están indicadas las citas correspondientes a correlaciones positivas.

En un mismo ambiente con limitación de agua:

Hipótesis 3.1: Las especies de pastos que coexisten en el coironal presentan diferentes tasas de crecimiento potencial, asociadas con sus estrategias del uso del agua.

Predicción 3.1: las especies menos tolerantes (características menos xeromórficas y mayor plasticidad ante sequía –capítulo 2) presentarán mayor $RGR_{m\acute{a}x}$. A su vez, especies más tolerantes (más xeromórficas y menor plasticidad –capítulo 2) presentarán menor $RGR_{m\acute{a}x}$ (Figura 3.2a).

Entre ambientes contrastantes en disponibilidad de agua:

Hipótesis 3.2: Las especies de ambientes con mayor disponibilidad de recursos, más productivos poseen mayores tasas de crecimiento potencial que las especies de ambientes menos productivos

Predicción 3.2: las especies del coironal poseerán menor $RGR_{m\acute{a}x}$ que la especie proveniente del festucal (Figura 3.2b).

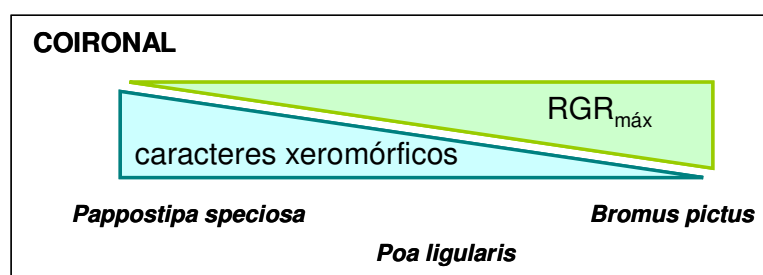


Figura 3.2a: Representación esquemática de la hipótesis de trabajo 3.1 (Hip 1-Cap. 3) y de las predicciones derivadas de la misma. Se espera que especies de pastos que coexisten en el Coironal presenten diferencias en su tasa de crecimiento relativa máxima ($RGR_{m\acute{a}x}$) acorde con sus caracteres xeromórficos

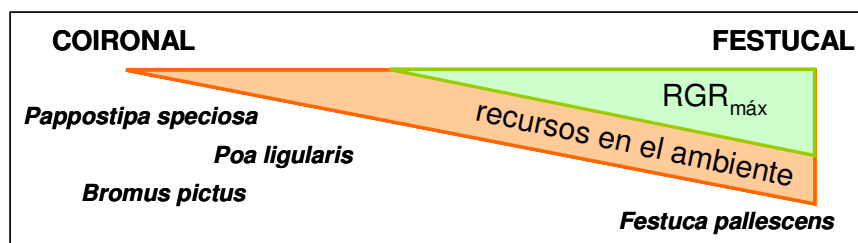


Figura 3.2b: Representación esquemática de la hipótesis de trabajo 3.2 (Hip 2-Cap. 3) y de las predicciones derivadas de la misma. Se espera que especies de pastos que provienen de ambientes contrastantes en precipitación anual como son el coironal (137 mm anuales) y el festucal (400 mm anuales) presenten diferencias en $RGR_{m\acute{a}x}$

3.2 Materiales y métodos

Con el fin de determinar la tasa de crecimiento relativo máximo $RGR_{\text{máx}}$ de las 4 especies de pastos provenientes de dos comunidades climáticas de la Provincia Fitogeográfica Patagónica, se realizó un experimento en condiciones controladas (Experimento 2). Con este experimento se pusieron a prueba las hipótesis 3.1 y 3.2 a través de sus predicciones 3.1 y 3.2.

Material vegetal

El material verde se obtuvo a partir de semillas recolectadas en el campo. Las semillas de *B. pictus*, *P. ligularis* y *P. speciosa* fueron cosechadas dentro del campo experimental INTA Río Mayo en enero de 2009. Las semillas de *F. pallescens* se obtuvieron el mismo año en festucal 60 km al oeste de la localidad mencionada en donde las precipitaciones alcanzan los 400 mm anuales. y en donde esta especie es la dominante de la comunidad climática (Golluscio *et al.* 1982).

Las semillas fueron pesadas en grupos de 20 semillas con un $N=15$ por especie y luego fueron colocadas en cajas de Petri dentro de cámaras de germinación a 15°C en las instalaciones del Instituto IFEVA. Para lograr simultaneidad en la emergencia se colocaron las 4 especies según los tiempos de emergencia correspondientes. Dicha información fue obtenida de un ensayo preliminar realizado en 2007 en donde se determinó temperatura, tiempo y porcentaje de emergencia para cada una de las especies (caja 1: preliminar $RGR_{\text{máx}}$).

Caja 1: Preliminar $RGR_{\text{máx}}$, estimación de tiempo y porcentaje de emergencia

En enero de 2007 se recolectaron las semillas de las cuatro especies en el campo (en el coironal -Río Mayo- y en el festucal). Se colocaron en cajas de Petri, con las semillas previamente humedecidas, dentro de una cámara de germinación a 15°C . Se controló diariamente la emergencia. Los resultados obtenidos indican que *Bromus pictus* tiene el mayor porcentaje de emergencia 50% en el menor tiempo 7 días, seguida por *Pappostipa speciosa* 30% en 9 días, luego por *Poa ligularis* 27% en 10 días, y por último *Festuca pallescens* 20% en 13 días.

Protocolo y variables

A partir de 1000 semillas de *F. pallescens*, 900 semillas de *P. ligularis*, 600 de *P. speciosa* y por último 600 de *B. pictus* se obtuvo el material necesario para el ensayo.

Una vez emergidas las semillas, las plántulas obtenidas fueron transplantadas en el mismo día de su emergencia en celdas individuales de minimacetas (MOD 72) con arena como sustrato. Fueron colocadas en invernáculo en condiciones controladas de temperatura y regadas continuamente con solución nutritiva KSC PHITACTYL para evitar limitación de recursos.

A partir de la emergencia (día cero), cada dos días, se seleccionaron al azar entre 5 y 20 plántulas dependiendo de la especie, para las cosechas sucesivas hasta el día 24 post emergencia. De esta manera se registraron las variables respuesta en plántulas de distintas edades, desde recientemente emergidas hasta plántulas de 24 días de vida.

Las **variables respuesta medidas** fueron (en un total de 520 plantas: 13 fechas \times 10 repeticiones \times 4 especies):

BIOMASA

1) **biomasa total seca** (mg): se cosecharon hasta 10 plantas de cada especie en cada una de las 13 fechas del ensayo. Se colocaron en estufa a 65°C durante 72 hs y luego se pesaron. Las plantas de *Poa ligularis* fueron pesadas de a dos por su baja biomasa, luego se calculó la biomasa por planta para compararla con las otras especies.

2) **biomasa aérea seca** (mg): se separaron parte aérea y subterránea y se pesaron por separado

3) **biomasa subterránea seca** (mg): raíces + semilla

PORCIÓN AÉREA

4) **número de macollos**

5) **número de hojas por macollo**

6) **largo de hoja** (cm): suma de los largos de todas las hojas (*)

7) **área foliar, LA** (cm²): área foliar total (*)

PORCIÓN RADICAL

8) **número de raíces principales** (*)

9) **largo radical, LR** (cm): largo radical total (*)

10) **superficie de área total** (cm²): superficie de contacto con el suelo (*)

Con la información obtenida se estimaron como variables anexas:

BIOMASA

11) **partición**: biomasa radical/aérea (mg/mg)

PORCIÓN AÉREA

12) **SLA** (cm² hoja/mg hoja): área foliar específica

13) **LMF** (mg hoja/mg planta): fracción de biomasa foliar

14) **LAR** (cm² hoja/mg planta): relación de área foliar

PORCIÓN RADICAL

15) **SRL** (cm raíz/mg raíz): longitud radical específica

16) **RLR** (cm raíz/mg planta): relación de largo radical

Las variables marcadas con asterisco (*) fueron medidas o estimadas mediante el Software WinRhizo PRO 2008. Las variables estudiadas se resumen en la tabla 3.1

Planta completa	RGR_{máx}	mg/mg*día	tasa de crecimiento relativo máximo	$(\ln B_1 - \ln B_0)/t = LAR * NAR$
	TotalBio	mg	Biomasa total	
	SemillaBio	mg	Biomasa por semilla	
	Partición RZ/AE	mg/mg	Partición de biomasa	BioRZ/BioAE
	NAR	<i>mg/cm²*día</i>	<i>tasa de asimilación neta</i>	<i>RGR/LAR</i>
	BioAE	mg	Biomasa aérea	TotalBio-BioRZ
Porción aérea	AF	cm ²	Área foliar	
	LF	cm	Largo foliar	
	SLA	cm ² /mg	Área foliar específica	AF/BioAE
	LAR	cm ² /mg	Relación de área foliar	AF/TotalBio = SLA*LMF
	LMF	mg/mg	Relación de biomasa foliar	BioAE/TOTALBio
	BioRZ	mg	Biomasa radical	
Porción radical	LR	cm	Largo radical	
	SRL	cm/mg	Largo radical específico	LR/BioRZ
	RLR	cm/mg	Relación de largo radical	LF/TotalBio

Tabla 3.1: Tabla de variables incluidas en el capítulo a escala planta completa, porción aérea y porción radical. Abreviaturas, unidades y su significado. En *itálica* se encuentra la única variable que no ha sido estimada en el presente trabajo

Período de mediciones para el cálculo del $RGR_{máx}$

La tasa de crecimiento relativo máximo ($RGR_{máx}$) es la tasa a la cual crecen las plantas durante los primeros días postemergencia, antes de que comience a desacelerarse el crecimiento. El período en el cual esta tasa se mantiene constante depende de la especie (Grime y Hunt 1975). Por eso es fundamental para la estimación del $RGR_{máx}$ que durante el período incluido en el análisis no se observe esta disminución en la tasa de crecimiento.

El ensayo se llevo a cabo durante los primeros 24 días de vida de las plántulas. Se realizaron cosechas sucesivas cada dos días a partir del día 0 (emergencia). Esto suma un total de 13 fechas (factor tiempo). Con esta información se construyeron las curvas de crecimiento (biomasa total seca) en función del tiempo para las 4 especies (factor especie). Teniendo en cuenta que durante las primeras etapas el crecimiento es casi exponencial (ecuación 1), para poder estimar las tasas de crecimiento relativo se linealiza la función (escala logarítmica) y de esta forma se puede calcular la tasa de crecimiento relativo como la pendiente de dichas curvas (ecuaciones 2 y 3).

$$B_1 = B_0 * e^{RGR * t} \quad (\text{Ec. 1})$$

$$\ln B_1 = \ln B_0 + RGR * t \quad (\text{Ec. 2})$$

$$RGR = \frac{\ln B_1 - \ln B_0}{t} \quad (\text{Ec. 3})$$

Como se dijo anteriormente es importante asegurarse que durante el período utilizado para la estimación del $RGR_{\text{máx}}$, la tasa de incremento de biomasa por unidad de biomasa no disminuya. Para ello se construyeron las curvas de crecimiento para 2 periodos diferentes: 14 días (Grime y Hunt 1975) y el período completo de 24 días (Figura 3.3). Puesto que las pendientes no difirieron entre ambas curvas para ninguna de las 4 especies, se utilizó el período completo para la estimación del $RGR_{\text{máx}}$ (Tabla 3.2).

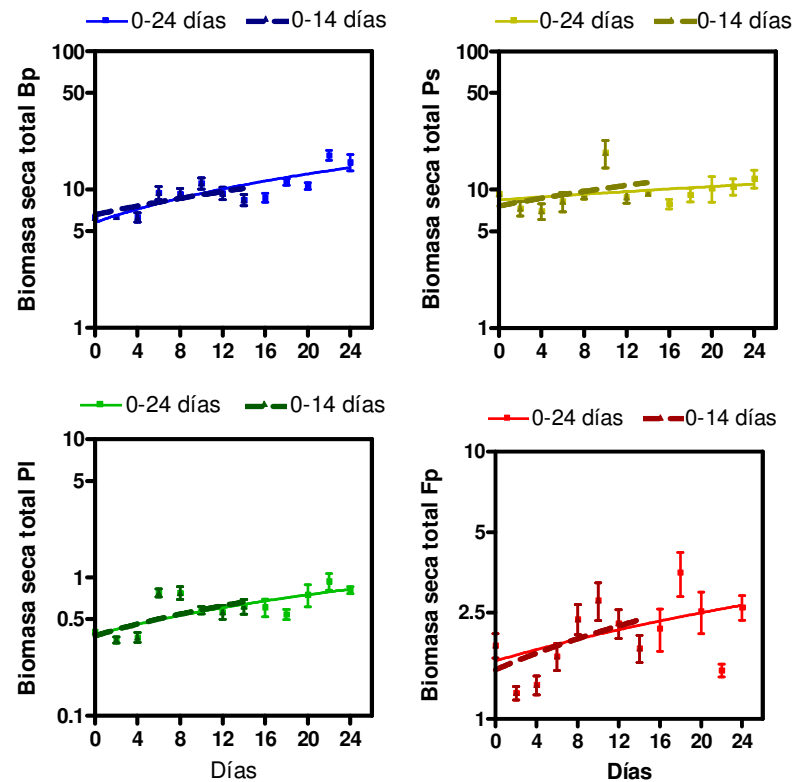


Figura 3.3: Biomasa total en mg (presentado en escala logarítmica) en función del tiempo para las 4 especies estudiadas y para dos periodos. Panel superior derecha: *P. speciosa*. Panel superior izquierdo: *B. pictus*. Panel inferior derecho: *F. pallescens* e inferior izquierdo: *P. ligularis*. En línea continua se observan las regresiones correspondientes al período completo: 0 a 24 días postemergencia. En línea punteada se encuentran las regresiones correspondientes al período de 0 a 14 días postemergencia.

Especie	período (días)	pendiente regresión	pendiente: valor p	ordenada al origen	ordenada: valor p
<i>B. pictus</i>	0-14	0,030	0,650	1,860	0,888
	0-24	0,034		1,825	
<i>P. speciosa</i>	0-14	0,026	0,361	1,999	0,520
	0-24	0,012		2,074	
<i>P. ligularis</i>	0-14	0,041	0,258	-1,000	0,542
	0-24	0,031		-0,957	
<i>F. pallescens</i>	0-14	0,030	0,368	0,387	0,811
	0-24	0,019		0,460	

Tabla 3.2: Comparación para cada especie de las regresiones obtenidas para los dos períodos analizados: 0 a 24 días y 0 a 14 días. En primer lugar se observan los valores de las pendientes de las regresiones y el valor p de la comparación entre períodos. En las dos últimas columnas se observan las ordenadas al origen de las regresiones y los valores p correspondientes a las comparaciones entre las ordenadas de cada período.

Análisis de los datos

En base a la información obtenida se calcularon los valores de $RGR_{m\acute{a}x}$, mediante regresiones lineales, como la pendiente de la relación entre $\ln(\text{biomasa seca total})$ y el tiempo, y se determinaron las diferencias entre las 4 especies. Para evaluar las demás variables explicativas se realizaron análisis de varianza utilizando el paquete estadístico InfoStat (Departamento de Estadística Aplicada, Universidad Nacional de Córdoba).

El análisis de las relaciones entre los distintos componentes medidos y la tasa de crecimiento es la siguiente:

$$RGR = LAR * NAR \quad (\text{Ec. 4})$$

$$= SLA * LMF * NAR \quad (\text{Ec. 5})$$

Para profundizar en las diferencias entre especies, se realizaron ANVAs para dos de las variables estudiadas: SLA y SRL dividiendo a las 4 especies en dos subgrupos como se verá más adelante (plántulas y semillas grandes vs. pequeñas). Se realizaron análisis de varianza (ANVA) de dos factores: especie (2 niveles) y tiempo (9 niveles). Para cumplir con los supuestos del ANVA se realizaron transformaciones de los datos (raíz cuadrada).

3.3 Resultados

Para el cálculo de $RGR_{\text{máx}}$ se realizaron las regresiones de \ln biomasa seca total en función del tiempo para las 4 especies (Figura 3.4). La pendiente de las regresiones representa la tasa de crecimiento relativo máxima de cada especie, el $RGR_{\text{máx}}$. Estas pendientes analizadas globalmente fueron significativamente diferentes entre especies (p global = 0,01, Tabla 3.3), indicando que algunas de ellas difieren entre sí en la velocidad de incremento de biomasa por unidad de biomasa. *Bromus pictus* es la especie de mayor crecimiento potencial ($RGR_{\text{máx}} = 3,4 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) seguida de *Poa ligularis* ($3,1 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) con la que no presenta diferencias. Luego *Festuca pallescens* ($1,9 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) y por último *Pappostipa speciosa* ($1,2 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) que presenta los valores más bajos y difiere de todas las especies menos de *F. pallescens* (Tabla 3.3 y Figura 3.5). Al observar las ordenadas al origen el orden que presentan las especies no coincide con el orden que presenta el $RGR_{\text{máx}}$, es decir que la tasa de incremento de biomasa no está determinada por el tamaño inicial de las plántulas (o al menos no sólo por esa variable).

Ranking de $RGR_{\text{máx}}$ observado:

B. pictus* > *P. ligularis* > *F. pallescens* > *P. speciosa

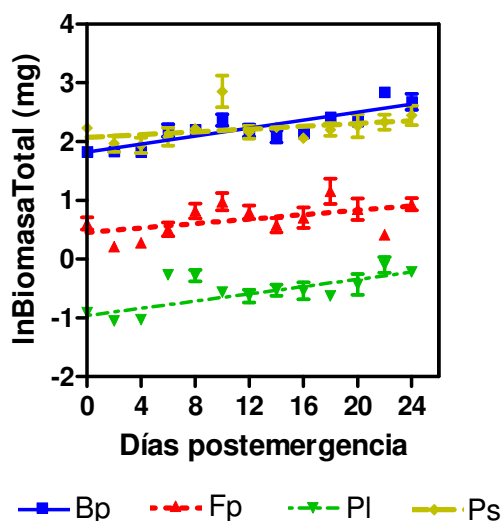


Figura 3.4: Regresiones de \ln biomasa seca total (mg) en función de la edad de las plantas (medida en días postemergencia) para las cuatro especies de pastos patagónicos: *Bromus pictus* (Bp), *Festuca pallescens* (Fp), *Poa ligularis* (Pl) y *Pappostipa speciosa* (Ps). La pendiente de dichas regresiones representa el valor de $RGR_{\text{máx}}$

			Valores p				
RGR _{máx}		pendiente regresión	<i>B. pictus</i>	<i>F.pallescens</i>	<i>P. ligularis</i>	<i>P.speciosa</i>	RGR _{máx} (global)
	<i>B. pictus</i>	0,034		0,02	0,58	0,003	0,011
	<i>F.pallescens</i>	0,019			0,09	0,452	
	<i>P. ligularis</i>	0,031				0,02	
	<i>P.speciosa</i>	0,012					
ordenada al origen		ordenada al origen	<i>B. pictus</i>	<i>F.pallescens</i>	<i>P. ligularis</i>	<i>P.speciosa</i>	ordenada (global)
	<i>B. pictus</i>	1,82		n	<0,001	n	n
	<i>F.pallescens</i>	0,46			<0,001	<0,001	
	<i>P. ligularis</i>	-0,96				n	
	<i>P.speciosa</i>	2,07					

Tabla 3.3: Valores resultantes de la prueba de regresión lineal de ln biomasa seca total en función del tiempo para las 4 especies. Tabla superior: valores de las pendientes de regresión para cada especie (RGR_{máx}) y valores p de las comparaciones de pendientes entre pares de especies y el valor p de la comparación global (pool completo con las 4 especies). Tabla inferior: valores de ordenadas al origen para las 4 especies y valores p de las comparaciones de ordenadas entre pares de especies y el valor p de la comparación global (pool completo con las 4 especies).

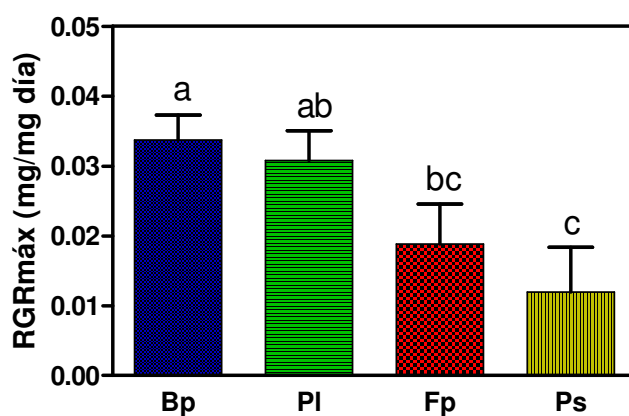


Figura 3.5: Comparación de los valores de RGRmáx entre especies obtenidos de las pendientes de las regresiones de lnBiomasaTotal en función del tiempo. *Bromus pictus* (Bp), *Festuca pallescens* (Fp), *Poa ligularis* (Pl) y *Pappostipa speciosa* (Ps).

B. pictus y *P. speciosa* tuvieron una biomasa inicial similar tanto en biomasa total como radical (Figura 3.6). *P. ligularis* y *F. pallescens*, con semillas de entre 1 y 2 órdenes de magnitud más livianas, tuvieron valores mas bajos de biomasa inicial tanto total como radical (Tabla 3.4, Figura 3.6). La biomasa de *B. pictus* y *P. speciosa* fue muy similar durante los primeros 20 días (Figura 3.6), lo que estuvo posiblemente determinado por el peso de semilla; a partir de allí comienzan a separarse las curvas con valores más elevados para *B. pictus* (con mayor RGR_{máx}). A su vez *P.*

ligularis y *F. pallescens* también tuvieron biomasa similar durante todo el periodo experimental. En todos los casos, la biomasa estuvo asignada principalmente a raíces (Figura 3.6B). Durante los primeros 14 días, *B. pictus* mostró la mayor disminución en la relación biomasa radical/aérea; con el aumento de biomasa total con el tiempo, *B. pictus* asignó cada vez más biomasa hacia la parte aérea. Las demás especies, en estadios tempranos, asignaron menos fotoasimilados hacia raíces en comparación con *B. pictus*; con el paso del tiempo, aumentaron la asignación hacia tejidos aéreos, pero con cambios de menor magnitud que los presentados por *B. pictus*. El aumento de la partición hacia la porción aérea con el paso del tiempo, fue descrito por diversos autores (Lambers y Posthumus, 1980, Siddique *et al.* 1990 *fide* Poorter y Pothmann 1992). En este caso dicho cambio de partición también está asociado con que la semilla esta incluida en la biomasa radical y ese efecto de la biomasa de semilla es cada vez menor con el tiempo a medida que se van consumiendo las reservas.

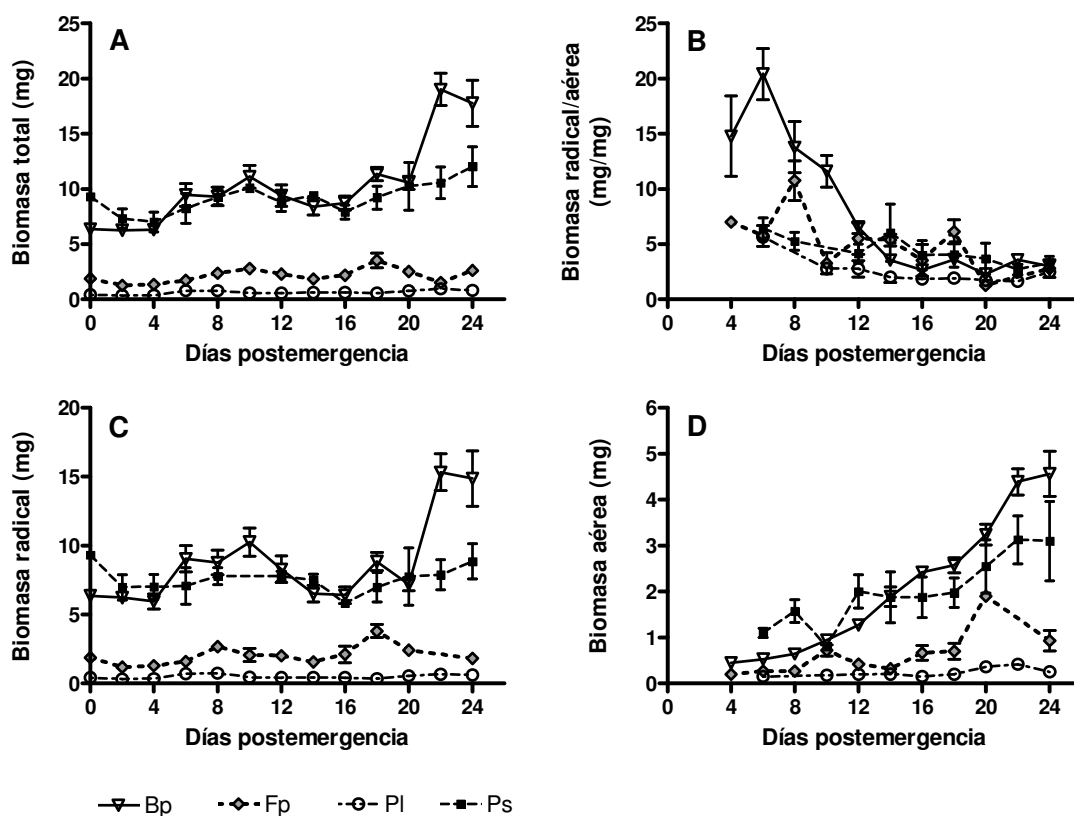


Figura 3.6: Dinámica de incremento de biomasa en función de los días de vida para las 4 especies durante los primeros 24 días postemergencia. Panel A: Biomasa seca total. Panel B: Partición biomasa radical/biomasa aérea. Panel C: Biomasa seca radical (incluye el peso de la semilla). Panel D: Biomasa seca aérea. Especies: *Bromus pictus* (Bp), *Festuca pallescens* (Fp), *Poa ligularis* (Pl) y *Pappostipa speciosa* (Ps).

Especie	Promedio Biomasa seca (mg)			Promedio Biomasa semilla (mg)	
	Total	Aérea	Radical	Semilla	DST
<i>P. ligularis</i>	0,62	0,42	0,49	0,39	0,02
<i>F. pallescens</i>	2,14	2,22	1,99	1,53	0,14
<i>P. speciosa</i>	9,83	3,13	8,31	4,04	0,77
<i>B. pictus</i>	10,32	4,39	8,64	7,70	0,33

Tabla 3.4: Biomasa seca promedio por especie (obtenida de las cosechas de todas las fechas) y biomasa de semilla promedio por especie con desvío estándar –DST– (obtenida de los pesajes de semillas antes de comenzado el ensayo).

El área foliar (AF) a los 8 días fue similar para las 4 especies. La dinámica de acumulación de área foliar de *B. pictus* presentó un incremento más pronunciado en comparación con las demás especies, marcando una separación definitiva de ellas a partir de los 14 días (Figura 3.7A). *P. speciosa* presentó valores intermedios y *F. pallescens* y *P. ligularis* los más bajos. En cuanto al largo radical, los patrones de *B. pictus* y de las especies con plántulas de menor tamaño (*Pl* y *Fp*) fueron similares a los observados en la porción aérea (Figura 3.7B). Sin embargo, *P. speciosa* mostró valores que se acercan más a los de *B. pictus*, la especie de mayor biomasa. A partir de los 18 días pueden distinguirse dos subgrupos, diferenciados básicamente por el tamaño de plántula. *B. pictus* y *P. speciosa* de semillas más pesadas y por tanto muestran los valores más elevados en AF, LR (largo radical) y LF (largo foliar). Por otro lado *F. pallescens* y *P. ligularis* de menor biomasa de semillas presentan los valores más bajos para estas tres variables.

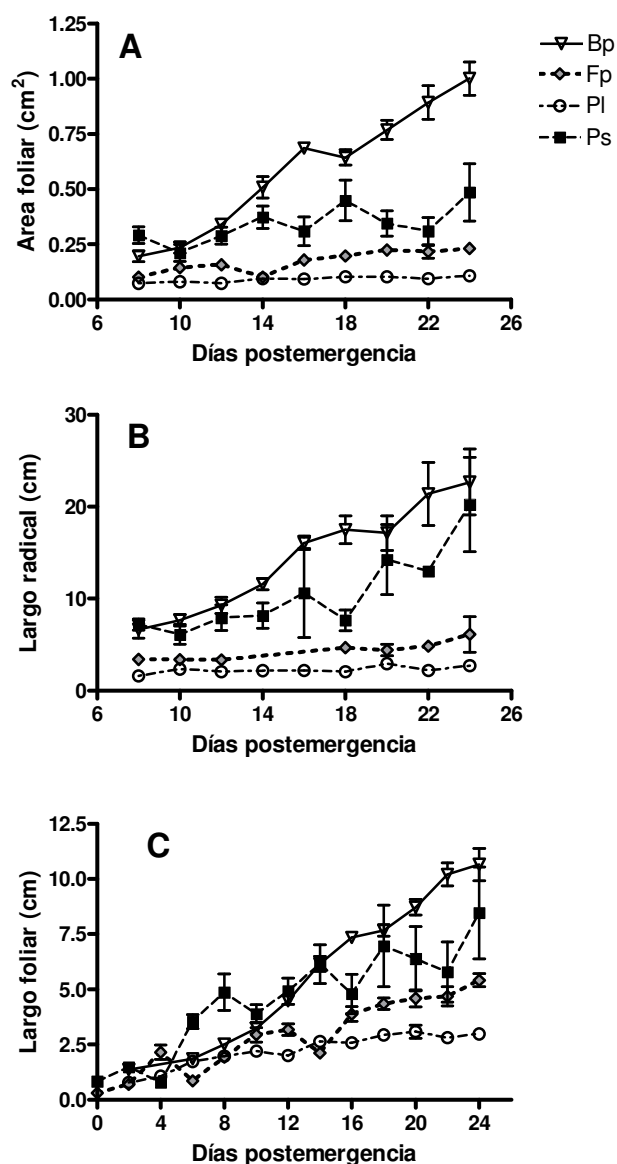


Figura 3.7: Dinámica de incremento en el área foliar (panel A), el largo radical (panel B) y el largo foliar (panel C) para las 4 especies estudiadas durante los primeros 24 días postemergencia. Especies: *Bromus pictus* (Bp), *Festuca pallescens* (Fp), *Poa ligularis* (Pl) y *Pappostipa speciosa* (Ps).

El área foliar específica (SLA) y el largo radical específico (SRL) se analizaron recién a partir de los 8 días, una vez desarrolladas raíces y hojas en todas las plantas. Para ambas variables los valores más elevados los presentó *P. ligularis* seguida por *F. pallescens* y en último lugar *P. speciosa* y *B. pictus* (Figura 3.8). En el caso del SRL los valores de *P. ligularis* se mantuvieron por sobre los de las otras especies a lo largo de todo el periodo experimental. El ranking construido en base a las medias de SLA y SRL de las especies fue el siguiente:

Ranking de SLA y SRL observado:

P. ligularis* > *F. pallescens* > *B. pictus* > *P. speciosa

(ranking de SLA y SRL esperado: *F. pallescens* > *B. pictus* > *P. ligularis* > *P. speciosa*)

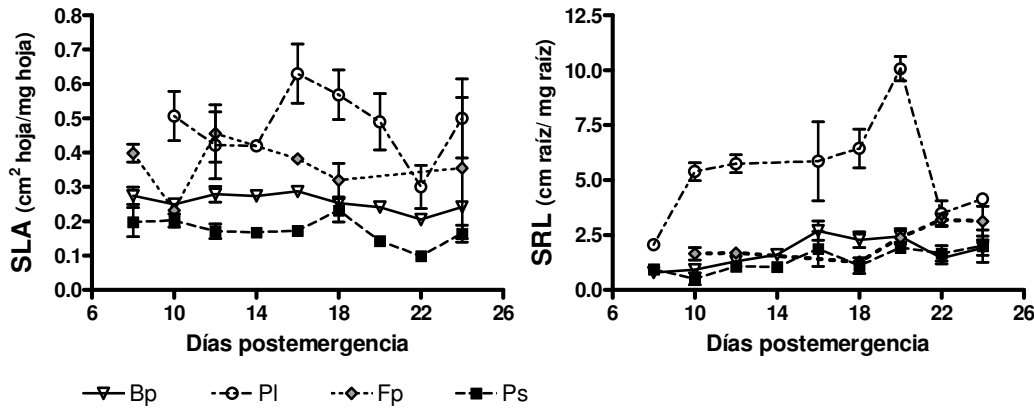


Figura 3.8: Dinámica de incremento del área foliar específica (SLA) y del largo radical específico (SRL) en función de los días de vida para las 4 especies (entre 8 y 24 días). Especies: *Bromus pictus* (Bp), *Festuca pallescens* (Fp), *Poa ligularis* (Pl) y *Pappostipa speciosa* (Ps).

Estos resultados presentan un orden similar al del $RGR_{\text{máx}}$ sólo cuando se comparan los pares de especies con magnitudes similares en la mayoría de las variables, principalmente en las variables que conforman el SLA y el SRL (*Bp* y *Ps* por un lado y *Pl* y *Fp* por el otro). Dichas variables son para el caso del SLA, el área foliar y la biomasa aérea y para el caso del SRL, el largo radical y la biomasa radical (ver Figuras 3.8 y 3.9). *B. pictus* y *P. speciosa* tuvieron la mayor biomasa, tanto aérea como radical y también las mayores RL y LA. Por su parte las más pequeñas *P. ligularis* y *F. pallescens* presentan los valores más bajos en todas las variables. Sin embargo las diferencias en biomasa son mayores que las diferencias en RL y LA, por tanto el ranking de SLA estaría mayormente determinado por el efecto de la biomasa. A su vez, el efecto de la biomasa afecta en mayor medida, a las especies en promedio más pequeñas. Esto ubica al SLA de las especies con menor biomasa (entre uno y dos órdenes de magnitud) por sobre las de mayor biomasa.

Los resultados obtenidos del ANVA para los dos subgrupos (*B. pictus* y *P. speciosa* con plántulas y semillas grandes y *P. ligularis* y *F. pallescens* con plántulas y semillas pequeñas), mostraron una interacción no significativa entre especie y tiempo para 3 de los 4 casos analizados. Por esa razón se pudo concluirse sobre efectos principales. Para el caso de SRL de *Fp* y *Pl* cuya interacción especie y tiempo fue significativa no pudo evaluarse el efecto principal y por tanto la gráfica sólo representa la media de los datos (figura 3.9). Al comparar *B. pictus* con *P. speciosa*, las dos especies con mayor tamaño de semilla, se observan valores mayores de SLA y de SRL para *B. pictus*, la especie de mayor $RGR_{m\acute{a}x}$. Esto coincide con lo esperado según numerosos trabajos previos que plantean una fuerte correlación positiva entre estos parámetros. De igual forma *P. ligularis* presentó los valores más altos en comparación con *F. pallescens* lo que coincide con los rangos de $RGR_{m\acute{a}x}$.

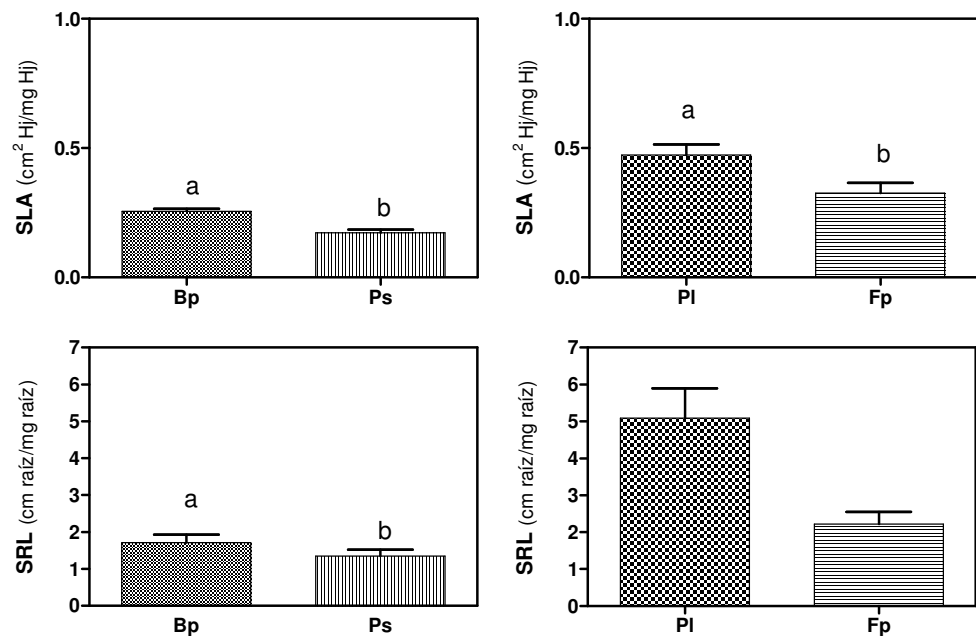


Figura 3.9 Resultado de los análisis de varianza para los dos subgrupos de especies del área foliar específica (SLA) y del largo radical específico (SRL). Paneles de la izquierda: corresponden al subgrupo de especies con semillas y plántulas de mayor tamaño, *B. pictus* (Bp) y *P. speciosa* (Ps). Paneles de la derecha: corresponden al subgrupo de especies con semillas y plántulas de menor tamaño, *P. ligularis* (Pl) y *F. pallescens* (Fp). Letras diferentes implican diferencias significativas (efecto especie). Cuando la interacción tiempo \times especie resultó significativa no se detallan efectos principales.

Para las variables LAR y RLR, al igual que lo observado para SRL, *P. ligularis* se diferencia de las demás especies presentando valores más elevados a lo largo de todo el período experimental (Figura 3.10). Las otras 3 especies poseen aproximadamente la mitad de los valores de LAR y RLR que *Poa ligularis*.

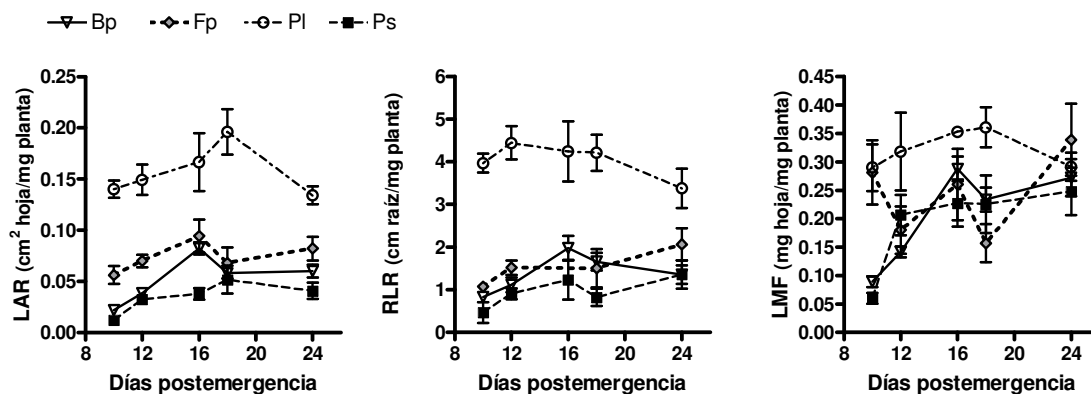


Figura 3.10: Dinámica de incremento, en función del tiempo de vida para: relación de área foliar, LAR (panel A), relación de largo radical, RLR (panel B) y relación de biomasa foliar, LMF (panel C). Especies: *Bromus pictus* (Bp), *Festuca pallescens* (Fp), *Poa ligularis* (Pl) y *Pappostipa speciosa* (Ps).

3.4 Discusión

Se encontraron diferencias en las tasas de crecimiento potencial entre especies que coexisten en un mismo ambiente. De igual manera, especies provenientes de ambientes contrastantes en disponibilidad de recursos mostraron diferencias en sus tasas de crecimiento potencial. La especie proveniente del ambiente más productivo no presentó la mayor tasa de crecimiento potencial

Según lo propuesto por Grime (1979) sobre el crecimiento potencial de las especies y las condiciones del ambiente (hipótesis 3.2), se esperaba que *F. pallescens*, proveniente del festucal (ambiente con mayor precipitación anual) presentara mayor $RGR_{m\acute{a}x}$ que las tres especies provenientes del coironal. A diferencia de lo esperado, los datos obtenidos mostraron a *F. pallescens* como una especie de $RGR_{m\acute{a}x}$ intermedio. Por otro lado, dentro del mismo marco teórico se esperaba que las especies con características de tolerancia a sequía (xeromórficas) presentaran menor $RGR_{m\acute{a}x}$ (hipótesis 3.1). Este patrón coincide con los resultados obtenidos entre las especies del coironal: *B. pictus* presentó los valores más altos de $RGR_{m\acute{a}x}$ seguida por *P. ligularis* la especie con xeromorfismo intermedio y *P. speciosa* la especie mas xeromórfica que presentó el valor más bajo de $RGR_{m\acute{a}x}$ (ranking en Tabla 3.5)

	$RGR_{m\acute{a}x}$	TotalBio	SemillaBio	AF	LR	LF	SLA	SRL	LAR
<i>B. pictus</i>	1	1	1	1	1	1	3	3	3
<i>P. ligularis</i>	2	3	3	3	3	3	1	1	1
<i>F. pallescens</i>	3	4	4	4	4	4	2	2	2
<i>P. speciosa</i>	4	2	2	2	2	2	4	4	4

Tabla 3.5: resumen de los rankings obtenidos entre las especies para las diversas variables analizadas: $RGR_{m\acute{a}x}$, biomasa total (TotalBio), biomasa de semilla (SemillaBio), área foliar (AF), largo foliar (LF), área foliar específica (SLA), largo radical específico (SRL) y relación de área foliar (LAR). La especie con la menor numeración, 1, es la primera en el ranking en dicha característica y por lo tanto posee los valores mas elevados para esa variable. En contraposición a la última especie del ranking se le asignó el número 4.

Las variables más estrechamente asociadas a la disponibilidad de agua y al $RGR_{m\acute{a}x}$ según trabajos previos serían (Figura 3.1): la partición (biomasa radical/biomasa aérea), el tamaño de semilla y plántula y el área foliar específica (sus componentes: área foliar, densidad y espesor de tejidos). En ambientes áridos y semiáridos, se espera que las especies con una mayor partición hacia raíces sean más exitosas que las especies que invierten más recursos en la porción aérea. Además de asegurar una mejor economía hídrica, esta partición preferencial hacia raíces determina valores

de $RGR_{\text{máx}}$ más bajos (vía reducción del LAR). Aquí se encontró que *P. speciosa*, la especie de menor $RGR_{\text{máx}}$, particiona de manera similar que la especie de mayor $RGR_{\text{máx}}$ *B. pictus*; de hecho estos valores fueron similares a los de las otras especies. Solo se observan valores más elevados de este parámetro para *B. pictus* en los primeros días postemergencia acorde con su mayor tamaño de semilla

Según los resultados obtenidos el tamaño de semilla, al igual que la biomasa total, es mayor para *B. pictus*, seguida por *P. speciosa*. Por su parte *F. pallescens* posee valores más altos que *P. ligularis*. En todos los casos el ordenamiento por tamaño de semilla coincidió con el de tamaño de plántula. Sin embargo al observar la relación entre estas variables y el $RGR_{\text{máx}}$ los resultados no son tan claros. Nuevamente, las 2 especies de mayor tamaño se encuentran en los extremos de $RGR_{\text{máx}}$. La biomasa total de *B. pictus* es comparable sólo con la de *P. speciosa* sin embargo, se observa una separación entre las curvas de biomasa total hacia el final del período (también radical y aérea). Posiblemente, esto se deba a que la mayor tasa de crecimiento potencial de *B. pictus* comienza a tener mayor efecto relativo con un mayor tamaño de planta, el que *B. pictus* alcanza aproximadamente a los 20 días postemergencia. Los resultados obtenidos por Jurado y Westoby (1992) para 32 especies de una zona semiárida de Australia muestran que el tamaño de plántula durante los primeros 15 días postemergencia aproximadamente, está determinado por el tamaño de la semilla (por las reservas). A partir de esa fecha el efecto de la tasa de crecimiento empieza a pesar más sobre los tamaños de las plantas. Por tanto plantas provenientes de semillas más pequeñas aún cuando presentan un mayor RGR, durante los primeros 20 días poseen plántulas más pequeñas. Al igual que los resultados obtenidos por estos autores, a partir de los 20 días empiezan a separarse las curvas de acumulación de biomasa de *B. pictus* y *P. speciosa* debido a la diferencia de $RGR_{\text{máx}}$. Por su parte aún siendo comparable el crecimiento potencial de *B. pictus* con el de *P. ligularis* presenta durante todo el período experimental plántulas más pequeñas. Como mostraron Grime y Hunt (1975), plantas más grandes resultan de la combinación de semillas grandes y alto $RGR_{\text{máx}}$ o de semillas pequeñas y excepcionalmente elevados valores de $RGR_{\text{máx}}$

Se espera que las especies de ambientes más productivos, con mayor $RGR_{\text{máx}}$ posean a su vez hojas más largas y de mayor área foliar (Grime 1979, Fliervoet 1987). *B. pictus* presenta las hojas mas largas y de mayor superficie foliar a partir de los 14 días. El incremento en el área foliar a partir de esa fecha aumenta la brecha que separa a esta especie de las otras. Una mayor área foliar para una especie de mayor $RGR_{\text{máx}}$ coincide con lo esperado puesto que estas especies invierten más recursos en tejido fotosintético. A su vez, hojas más largas y de mayor superficie requieren mayor tejido de sostén: tejidos más densos y/o lignificados y eso a su vez tiene efecto negativo sobre el SLA por el consecuente aumento en la biomasa (Givnish 1986 *vide* Poorter y Jong 1999, Poorter *et al.* 1990). Por tanto la mayor biomasa aérea de *B. pictus* estaría indicando una inversión no sólo en hojas más largas y de mayor área foliar, sino también probablemente en tejido más denso y/o de mayor espesor. En contraposición, *P. ligularis* y

F. pallescens poseerían tejidos menos densos con menor biomasa por unidad de área lo que determinaría su mayor SLA.

Como ya se mencionó, el ranking de SLA no coincidió con el ranking de $RGR_{\text{máx}}$ como se hubiera esperado. *Poa ligularis* y *Festuca pallescens* poseen los valores más altos de SLA y de SRL, lo que podría explicarse a través de una elevada área foliar y elevada longitud radical. Sin embargo, los valores presentados por estas especies para dichas variables resultaron ser los más bajos (Tabla 3.5). Lo que en estos casos estaría explicando los elevados valores de SLA y SRL sería la baja biomasa que poseen estas especies (tanto aérea como radical). Estas diferencias en biomasa de plántula están asociadas a las ya mencionadas diferencias en biomasa de semilla.

Matemáticamente, priorizar la economía de recursos en un ambiente árido resulta en bajos valores para todas las componentes del RGR (ver ecuación 5), tanto el LAR, su componente morfológica (relacionado con priorizar el desarrollo del sistema radical) como con el NAR, su componente NO morfológica (asimilación neta). Aún cuando para estos ambientes las magnitudes esperadas para estos valores siempre son pequeñas, las diferencias entre especies permitirían discriminar entre estrategias. Según los muchos trabajos publicados, el parámetro que mejor correlaciona con el $RGR_{\text{máx}}$ es el SLA (no siendo las herbáceas C_3 una excepción; Poorter y Remkes 1990). Sin embargo se mencionó previamente cómo un mayor $RGR_{\text{máx}}$ podría responder tanto a mayores valores de LAR (SLA y/o LMF) como a una mayor tasa de asimilación neta, NAR (ecuación 1 a 3, Tabla 3.1). El NAR se relaciona con el balance entre la ganancia de carbono por fotosíntesis y el uso en la respiración a nivel de planta completa. Las especies de crecimiento lento utilizan relativamente más carbono en la respiración de sus raíces, mientras que las de crecimiento rápido invierten mayor proporción del carbono asimilado en crecimiento de la porción aérea (Lambers *et al.* 1998). Un valor elevado de NAR para *B. pictus* podría explicar un alto $RGR_{\text{máx}}$ pese a su baja SLA. Esto es consistente con los elevados valores de área foliar que presentó *B. pictus* (la mayor de todas las especies, Tabla 3.5) lo que podría derivar en mayores tasas de asimilación de carbono en comparación con las otras especies y en definitiva serían estos valores los que ubicarían a *B. pictus* como la especie de mayor $RGR_{\text{máx}}$. Determinar experimentalmente la tasa de asimilación neta de cada una de estas especies sería una manera de responder este interrogante. Las variables explicativas medidas en este trabajo están asociadas con la componente morfológica del $RGR_{\text{máx}}$ (LAR); la componente no morfológica corresponde al NAR, y diferencias en éste serían las que podrían explicar el ordenamiento en $RGR_{\text{máx}}$ de las especies.

Capítulo 4

Competencia por agua: habilidades en el corto plazo y resultados en el largo plazo

4.1 Introducción

Existen numerosas evidencias de competencia tanto intra- como inter-específica por recursos entre pastos de la estepa patagónica (Aguiar *et al.* 1992, Aguiar y Sala 1994, Oesterheld y Oyarzábal 2004, Cipriotti y Aguiar 2005, Graff *et al.* 2007). Sin embargo, la relación entre la competencia y la disponibilidad y uso del agua que hacen las especies es un punto aún no explorado para este sistema. El objetivo del presente capítulo es evaluar las habilidades competitivas en condiciones de campo en el corto plazo (hasta 2 años) y en el largo plazo (7 años).

Las **interacciones competitivas** han sido extensamente estudiadas en ecología por su relación potencial con los patrones de distribución, abundancia y características de las especies (Darwin 1859, Tansley 1917, Clements 1929, Gause 1934 *fide* Goldberg y Barton 1992). La pregunta más importante es si hay o no hay competencia por recursos en un determinado sistema: Diversas revisiones encontraron que hay una alta frecuencia de interacciones negativas en comunidades naturales (Schoener 1983, Connell 1983).

Se pueden distinguir tres aspectos del estudio de la **competencia** (Goldberg y Barton 1992). Por un lado aborda **los patrones generales de la competencia** (caja superior, Figura 4.1) que incluyen la variación en tiempo y espacio, y cómo se asocia con la competencia la productividad potencial del ambiente (Grime 1977, Tilman 1988, Grace 1991). Otro aspecto evalúa las **consecuencias** de la competencia dentro de una comunidad (caja inferior izquierda, Figura 4.1) a través del estudio del efecto de la competencia sobre la distribución, abundancia y diversidad de especies. De aquí surge el concepto de “importancia de la competencia” (Welden y Slauson 1986). El último aspecto se refiere a la **habilidad competitiva** de las especies (caja inferior derecha, Figura 4.1). Este último aspecto evalúa como las características de una especie determinan su habilidad competitiva y cómo varían dichas características entre ambientes. Así surge el concepto de “intensidad de la competencia” entre especies que coexisten (Welden y Slauson 1986).

En la bibliografía se pueden encontrar múltiples trabajos cuyo objetivo es estudiar los procesos puntualizados por Goldberg y Barton (1992). Por su parte, Connolly *et al.* (2001) también distinguen tres aspectos de la competencia, planteados en forma de preguntas, que se pueden relacionar con los anteriores:

1) ¿Qué especie domina la comunidad? Esta pregunta podría incluirse en el punto sobre **Consecuencias**, y se refiere al resultado de las interacciones observado en un determinado momento. Esto poco revela sobre el proceso de competencia, y más sobre la composición de la comunidad. Responder esta pregunta tampoco aporta información sobre las trayectorias que llevan a esa composición. Aquí surge la segunda pregunta:

2) ¿Qué especie “gana” la competencia? Esta pregunta incluye tanto los denominados **patrones** como las **consecuencias de la competencia** *sensu* Goldberg y Barton (1992), puesto que incluye el eje temporal. Para contestarla, se requieren estudios sobre la modificación en el tiempo de la abundancia relativa de las especies. A su vez, estos cambios son las expresiones a nivel comunitario de las características diferenciales que les permiten coexistir en ese ambiente.

3) ¿Cómo se ven afectadas en su desempeño (performance) las especies, como resultado de la presencia de especies vecinas? Esta pregunta está íntimamente relacionada con la **habilidad competitiva de las especies** *sensu* Goldberg y Barton (1992) y en los mecanismos que llevan a la coexistencia o al desplazamiento de una especie en un determinado ambiente.

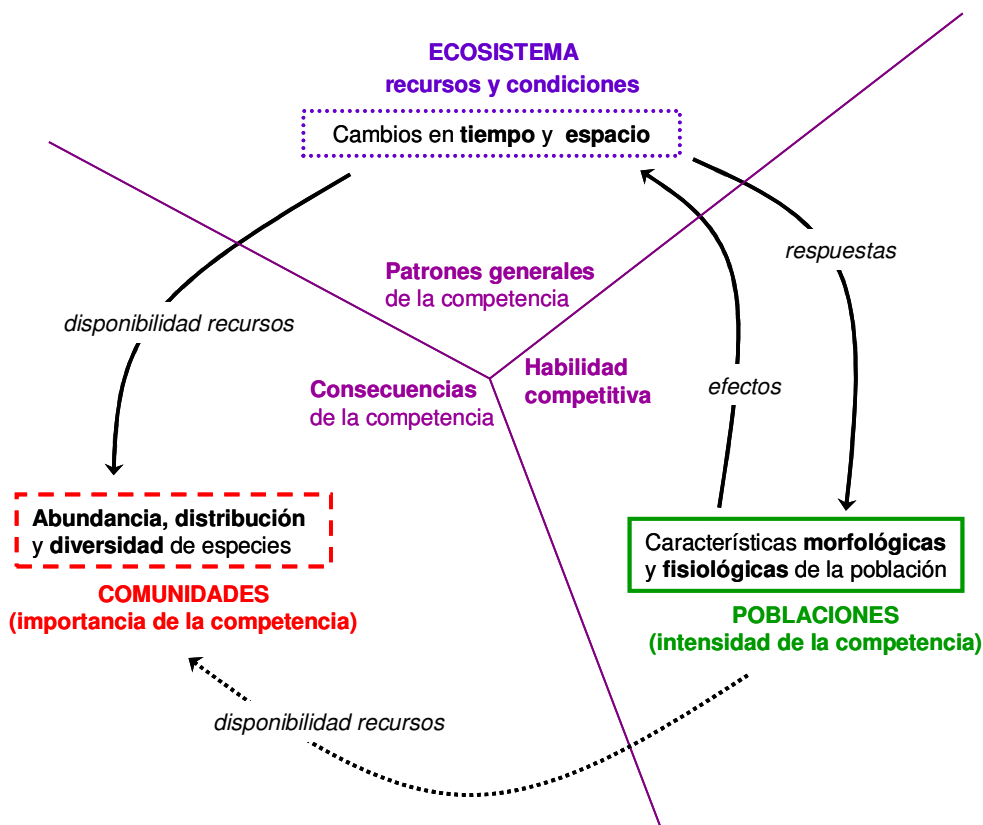


Figura 4.1: Relación esquemática entre los diversos aspectos de la competencia abordados en la bibliografía (basado en Goldberg y Barton 1992). Incluye patrones generales de la competencia (caja punteada), consecuencias de la competencia (caja con guiones) y habilidad competitiva de las especies (caja continua). Las relaciones directas están marcadas mediante flechas continuas y relaciones indirectas mediante flechas punteadas.

Como se mencionó, la competencia está asociada, entre otras, con las características del ambiente: productividad (Goldberg y Barton 1992, Grime 1979) identidad del recurso limitante (Tilman 1982), heterogeneidad del ambiente (Fransen *et al.* 2001), y frecuencia e intensidad de los disturbios (Connell y Slatyer 1977). Diversos autores han propuesto que la competencia entre poblaciones que coexisten es más intensa cuanto más limitado es el recurso por el que las especies compiten (Chapin y Shaver 1985 *fide* Goldberg 1990). Contrariamente, otros observaron que en un ambiente semiárido un aumento en la disponibilidad del agua intensifica la competencia (Briones *et al.* 1998).

En sistemas áridos y semiáridos la competencia subterránea es la principal causa de reducción de la performance de las plantas (Fowler 1986, Casper y Jackson 1997). En este caso, la competencia parece ser un factor de relevancia cuya intensidad está determinada por los niveles del recurso por el que compiten (Fowler 1986)

La disponibilidad de agua para una planta en un ambiente árido o semiárido está asociada no sólo con el régimen de precipitaciones, sino que también depende del uso que hacen de ella las plantas vecinas. De esta manera, la disponibilidad del agua y otros recursos es en parte el resultado del “efecto” (consumo) de la vegetación (Goldberg 1990). En contraposición, dada una disponibilidad, Goldberg (1990) habla de la “respuesta” de la vegetación, que puede ser medida en *fitness* (aptitud darwiniana) individual de las plantas en dicho ambiente (Figura 4.1).

Algunas de las características de las especies, relacionadas con su capacidad de competir por los recursos del suelo son: superposición de los sistemas radicales, ocupación del espacio del suelo, plasticidad morfológica y fisiológica, partición espacial o temporal y diversos atributos fisiológicos (Casper y Jackson 1997). Estas características estarían asociadas a su vez, con la capacidad de la especie de economizar el recurso escaso. Es decir, la morfología y funcionamiento de cada especie en relación con estos atributos estaría determinando el uso del recurso y por tanto el “efecto” de cada especie sobre la disponibilidad del recurso escaso como resultado del consumo y la “respuesta” de cada especie ante dicha disponibilidad. Por tanto existiría una asociación entre la economía que hacen las especies del agua y sus características morfo-funcionales que en definitiva determinan la habilidad para competir por ella.

Para la estepa patagónica se han descripto y estudiado muchas de las características arriba mencionadas y otras: la superposición de los sistemas radicales (Leva *et al.* 2009), la ocupación del suelo (Soriano y Sala 1983, Soriano *et al.* 1987, Aguiar y Sala 1998, Golluscio *et al.* 2005, Graff 2009), la plasticidad morfológica y fisiológica (Capítulo 2), la partición espacial y temporal de recursos (Soriano y Sala 1983, Soriano *et al.* 1987, Golluscio *et al.* 2005, Cipriotti y Aguiar 2005, Graff 2009), atributos fisiológicos (Golluscio y Oesterheld 2007), y tasas de crecimiento potencial (Capítulo 3).

De estos contrastes morfológicos y funcionales entre especies de pastos que coexisten surge la motivación de integrar dichas características con las habilidades competitivas de estas especies (objetivos particulares 1.3 y 1.4, Capítulo 1).

Los objetivos centrales desarrollados en este capítulo fueron:

4.1) evaluar la habilidad de competir por el agua de *B. pictus* y *P. speciosa*, las dos especies más contrastantes en plasticidad ante la sequía según los resultados del Capítulo 2 y más contrastantes en crecimiento potencial según los resultados del Capítulo 3.

4.2) evaluar los cambios en la abundancia relativa de especies en el largo plazo asociadas a los resultados de las interacciones competitivas, entre las especies que coexisten en el coironal.

4.3) averiguar cuáles serían, en el largo plazo, los principales procesos asociados con los cambios en la abundancia relativa de las especies que componen la comunidad del coironal.

4.4) comparar las habilidades competitivas de las especies más contrastantes en plasticidad y crecimiento potencial con la representatividad de cada una de ellas en la comunidad.

Para cumplir con los mencionados objetivos se realizaron dos ensayos a campo:

4.1a EXPERIMENTO 3

Con esta experiencia realizada a campo se evaluó el efecto de la competencia interespecífica sobre dos especies que coexisten en el coironal, mediante sus “índices de agresividad”, diseñados para evaluar su desempeño en mezclas interespecíficas en relación al que tienen en monocultura (Goldberg y Scheiner 1993). Se estudiaron las respuestas en el corto y mediano plazo y con dos niveles de disponibilidad de agua. Las especies evaluadas fueron las más contrastantes: *B. pictus*, la especie más plástica y con mayor $RGR_{m\acute{a}x}$ (más mesomórfica) y *P. speciosa* la especie menos plástica, de menor $RGR_{m\acute{a}x}$ (más xeromórfica) (ver capítulos 2 y 3). Los índices de agresividad permitieron determinar las habilidades para competir de estas especies y su variación en el tiempo (2 meses, 1 año y 2 años)

Hipótesis 4.1: Competencia a corto-mediano plazo-¿Cómo se afectan mutuamente las especies?: La habilidad para competir por el agua será mayor para la especie más tolerante a sequía por lo tanto, ésta se verá menos afectada por la competencia que la especie menos tolerante.

Predicción 4.1: *P. speciosa*, la especie menos plástica y de menor $RGR_{m\acute{a}x}$, se verá menos afectada en su desempeño que *B. pictus* cuando compiten por agua. *P. speciosa* tendrá un mayor índice de agresividad (IA)

$$IA_{spA} = \frac{1}{2}[(A_{mix}/A_{mono}) - (B_{mix}/B_{mono})]$$

Siendo:

A_{mix} = desempeño de la especie A cuando está acompañada por la especie B

A_{mono} = desempeño de la especie A cuando está en monocultivo

B_{mix} = desempeño de la especie B cuando está acompañada por la especie A

B_{mono} = desempeño de la especie B cuando está en monocultivo

4.1b EXPERIMENTO 4

Las respuestas observadas en el corto plazo no necesariamente coinciden con las que se observan en el largo plazo. Estudiar y discriminar el tiempo en el que transcurren los procesos que modelan la comunidad, como por ejemplo la competencia, requiere indefectiblemente que se incluya la escala temporal. Las predicciones confiables para el mediano y largo plazo no pueden surgir de experimentos de corto plazo (Connolly *et al.* 2001). Por tanto con este ensayo en condiciones de campo se evaluó la distribución y la abundancia relativa de todas las especies de pastos del coironal y su modificación en una ventana temporal de 7 años. Para ello se utilizaron modelos de Markov (Usher 1979, Lippe *et al.* 1985, Hill *et al.* 2004). Esta metodología permite conocer la resultante de las interacciones competitivas en el largo plazo y los posibles procesos involucrados.

Hipótesis 4.2: Competencia a largo plazo-¿Qué especie gana?:

La especie más tolerante a sequía gana la competencia en el largo plazo.

Predicción 4.2: Luego de 7 años bajo condiciones de no pastoreo, *P. speciosa* la especie más xeromórfica (la de menor $RGR_{máx}$ y menor plasticidad) estará más representada en la comunidad.

4.2 Materiales y métodos: COMPETENCIA en el corto plazo

EXPERIMENTO 3

Con esta primera experiencia de competencia se evaluó la hipótesis 4.1, que afirma que la especie más xerofítica es la menos afectada en su performance por la presencia de vecinas en comparación con la especie menos xerofítica. El ensayo se realizó en condiciones naturales, sometiendo a las dos especies a competir por agua bajo dos niveles de disponibilidad de este recurso. El diseño utilizado es una modificación de las “series de reemplazo” de De Wit (1960). Se buscó determinar la jerarquía competitiva de cada especie a partir del cálculo del índice de agresividad (Goldberg y Scheiner 1993, Connolly *et al.* 2001). Para construir el índice de agresividad (IA) se compara la performance de cada especie en competencia intraespecífica con la obtenida en los distintos niveles de competencia interespecífica. Para evaluar si el nivel de disponibilidad del agua afecta la intensidad de la competencia entre especies (Briones *et al.* 1998), el experimento incluyó un tratamiento con riego y un testigo sin riego.

Diseño experimental y protocolo de mediciones

El experimento fue instalado en noviembre de 2007 en el campo experimental INTA Río Mayo (cf. Cap. 1) en una clausura al pastoreo de 1 ha. Allí se identificaron pares de matas adultas pertenecientes a las especies de los extremos del ranking de xerofitismo (*Bromus pictus* y *Pappostipa speciosa*) y cuya distancia de base no superara los 20 cm. Se hizo una búsqueda sistemática estableciendo transectas en la clausura, sobre las que se seleccionaron un total de 100 pares de matas: 40 monoespecíficos (20 de cada especie) + 60 heteroespecíficos, con 20 en cada una de las siguientes proporciones de tamaño:

I) Competencia intraespecífica (pares monoespecíficos)

I1) 100 % *P. speciosa* (SS) = dos matas de tamaño similar de *P. speciosa*

I2) 100 % *B. pictus* (BB) = dos matas de tamaño similar de *B. pictus*

II) Competencia interespecífica (pares heteroespecíficos)

II1) 25% B - 75% S (25B75S) = una mata de *B. pictus* junto a una mata tres veces más grande de *P. speciosa*

II2) 50% B – 50% S (50B50S) = una mata de *B. pictus* junto a una mata de tamaño similar de *P. speciosa*

II3) 75% B - 25% S (75B25S) = una mata de *B. pictus* junto a una mata tres veces menor de *P. speciosa*

Los tamaños de mata se estimaron a través del número aproximado de macollos de cada una y de sus perímetros basales. Cada par de matas fue marcado con un banderín (Figura 4.2). De esta forma se asignó a cada par de matas el tratamiento de proporciones correspondiente según los tamaños relativos de las matas que componían el par. A los dos pares de matas más cercanos con idéntico tratamiento de proporción se le asignó al azar, un nivel del tratamiento de riego (parcelas pareadas). Luego se establecieron bloques agrupando los 10 pares de matas más cercanos (5 parcelas pareadas) que incluyeran toda la combinación de los tratamientos. Los bloques fueron establecidos para sistematizar por bloque tanto la aplicación del riego como el relevamiento de cada uno de los pares.

De esta manera quedó conformado un diseño de parcelas pareadas en bloques (10 repeticiones):

-Factor proporciones: 5 niveles SS, BB, 75B-25S, 50B-50S, 25B-75S

-Factor estrés hídrico: 2 niveles CON RIEGO (R), SIN RIEGO (S)

En cada una de las fechas siguientes, las plantas fueron medidas y se aplicó el tratamiento de riego en los pares correspondientes: noviembre 2007, enero 2008, noviembre 2008, enero 2009 y noviembre 2009. Para el tratamiento de riego se agregaron 1000 cm³ de agua sobre una superficie de 5 x 10 cm entre las dos matas y equidistante entre ambas.

En base a dicha información se estudiaron las respuestas de las plantas para 3 períodos: un período de dos meses (noviembre 2007- enero 2008), un período de 1 año (noviembre 2007- noviembre 2008) y un período de 2 años (noviembre 2007- noviembre 2009). En enero de 2009 se aplicó el tratamiento de riego pero aún cuando se relevaron las plantas esta fecha no fue incluida en los análisis.

Se midieron en cada oportunidad:

- perímetro basal
- distancia de base entre matas
- distancia central entre matas
- número de macollos vegetativos,
- número de macollos reproductivos
- número total de macollos
- número de inflorescencias



Figura 4.2: Fotos del experimento 3 instalado en una clausura al pastoreo en el campo del INTA Río Mayo en noviembre de 2007. Allí se observan en condiciones de campo, los pares de matas heteroespecíficos correspondientes a los tratamientos de proporción 50B50S (matas de *B. pictus* y de *P. speciosa* de tamaño equivalente; primera foto) y 25B75S (mata de *P. speciosa* tres veces más grande que su vecina de *B. pictus*; segunda foto).

Análisis de los datos

Con la información obtenida se construyeron, como se detalló previamente, los índices de agresividad (IA; Goldberg y Scheiner 1993). Con la formula ya mencionada (para más detalle ver página 64) se calcularon los índices de agresividad para cada una de las especies, en las 3 mezclas (“mix” = 75B25S, 50B50S, 25B75S), bajo las 2 condiciones de disponibilidad de agua (R y S) y en tres momentos (2 meses, 1 año y 2 años).

$$IA_{spA} = \frac{1}{2}[(A_{mix}/A_{mono}) - (B_{mix}/B_{mono})]$$

Como indicador de desempeño se utilizó la diferencia en número de macollos corregido por el número de macollos inicial. El incremento del número de macollos conforma la mejor medida no destructiva de crecimiento puesto que representa el incremento en el número de unidades de reproducción vegetativa (ramets, Kays y Harper 1974):

$$\Delta N^{\circ} \text{macollos} = (N^{\circ} \text{macollos final} - N^{\circ} \text{macollos inicial}) / N^{\circ} \text{macollos inicial}$$

4.3 Resultados: COMPETENCIA en el corto plazo

EXPERIMENTO 3

Luego de dos años, en casi todos los tratamientos, *B. pictus* presentó valores promedio de agresividad positivos (única excepción: 25B75S y sin riego), mientras que *P. speciosa* presentó valores negativos (Tabla 4.1). Esto indica que el desempeño de *P. speciosa* fue menor que el de su vecina *B. pictus* [$(A_{\text{mix}}/A_{\text{mono}}) < (B_{\text{mix}}/B_{\text{mono}})$].

Cuando no fue regada, *B. pictus* presentó un aumento en su agresividad con el tiempo para todas las proporciones. Para tratamiento riego se observó que cuando *B. pictus* es de mayor o igual tamaño inicial (50 % y 75%) a los dos meses ya se observa una alta agresividad que se incrementa notoriamente con el tiempo; este patrón no se observó para *Bromus* de menor tamaño inicial (25%). En las plantas regadas, además, se evidenció un aumento del IA promedio a los dos años para todas las proporciones de tamaño (Tabla 4.1), este incremento es más pronunciado cuanto mayor es el tamaño inicial de *B. pictus*.

Por su parte *P. speciosa* presenta una disminución en su IA promedio con el tiempo, para todas las proporciones de tamaño e independientemente del tratamiento de riego que haya recibido. Sin embargo, la caída en los índices es más notoria en los tratamientos regados en comparación con los no regados. A su vez, también es más clara la disminución en IA cuanto menor es el tamaño relativo en comparación con el tamaño de *B. pictus* (Tabla 4.1).

Índices de agresividad		RIEGO			SIN RIEGO -C-		
		2 meses	1 año	2 años	2 meses	1 año	2 años
<i>B. pictus</i>	25%	-0,298	-0,445	2,419	-0,359	-0,155	-0,106
	50%	0,167	0,163	4,583	0,041	0,127	0,345
	75%	0,366	0,506	12,513	0,443	0,670	0,732
<i>P. speciosa</i>	25%	-0,366	-0,506	-12,513	-0,443	-0,670	-0,732
	50%	-0,167	-0,163	-4,583	-0,041	-0,127	-0,345
	75%	0,298	0,445	-2,419	0,359	0,155	0,106

Tabla 4.1: Índices de agresividad promedio (IA_p) resultantes para las dos especies en competencia en condiciones de campo: *B. pictus* y *P. speciosa*. Los valores del índice de agresividad corresponden a los tratamientos de riego (2 niveles: con y sin) y de proporción de tamaños (25%, 50% y 75%) a los 2 meses, al año y a los 2 años ($IA_{spA} = \frac{1}{2}[(A_{\text{mix}}/A_{\text{mono}}) - (B_{\text{mix}}/B_{\text{mono}})]$). N= 100 pares.

A los dos meses los IA dependen de las diferencias de tamaño, siendo mayores para *B. pictus* en el tratamiento 75B25S y mayores para *P. speciosa* en el tratamiento 25B75S. Cuando las dos especies tienen tamaño

equivalente, las plantas de todos los tratamientos presentan IA similares cercanos a cero (a los dos meses sólo habían recibido 1 vez el tratamiento de riego) (Fig. 4.3).

Al año de comenzado el ensayo los valores de IA de las plantas regadas son mayores a los de las no regadas. Esta tendencia es aún más marcada cuando *B. pictus* es de menor tamaño (25B75S). En el otro extremo, en el de tamaño mayor de *B. pictus*, los valores de IA de las plantas regadas y no regadas son similares para las dos especies (presentando *B. pictus* valores positivos y *S. speciosa* negativos). *P. speciosa* en respuesta al riego incrementa su agresividad cuando su tamaño es mayor que el de la vecina *B. pictus* en esta misma situación (25B75S) se ve afectada negativamente por el riego (Figura 4.3). Al año también se ve que los IA en el tratamiento 75B25S poseen IA de mayor magnitud (tanto negativos como positivos) en comparación con lo que ocurría a los dos meses. *B. pictus* tiende a ser más agresiva y en contraposición *P. speciosa* menos agresiva (Figura 4.3).

Estos patrones observados para los 2 meses y el año se modificaron marcadamente transcurridos los **dos años** de ensayo. Al pasar el tiempo, las plantas de *B. pictus* que originalmente presentaban un tamaño 3 veces menor que el de su vecina *P. speciosa* (25B75S) presentaron una tendencia al aumento en su IA hasta alcanzar valores positivos. La agresividad creciente de las plantas de *B. pictus* incluso superó la de su vecina logrando la inversión de los patrones observados en los primeros meses (Fig. 4.3; notar el cambio de escala vertical).

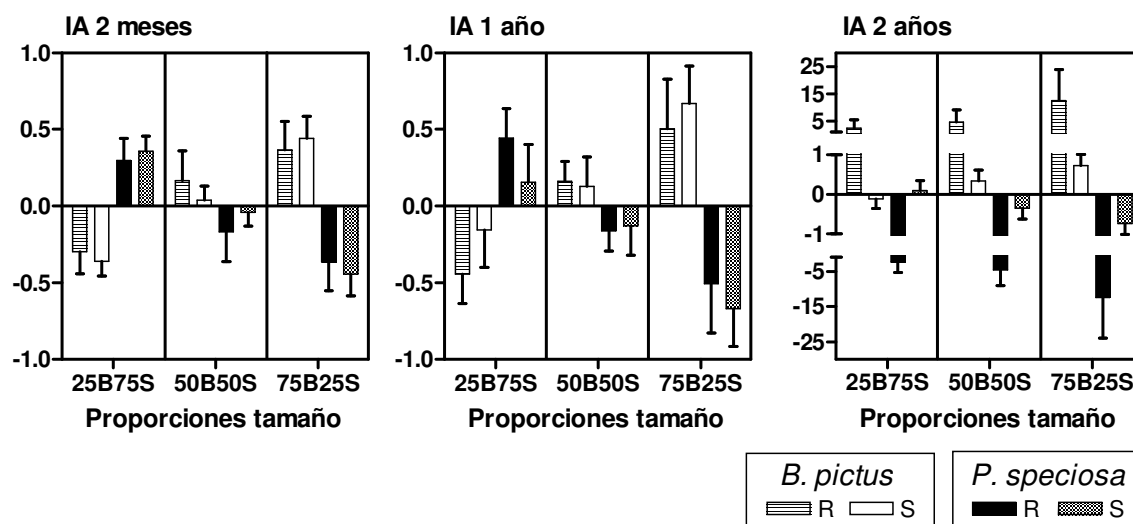


Figura 4.3: Índices de agresividad para las dos especies en competencia *B. pictus* (Bp) y *P. speciosa* (Ps). En los gráficos se observan los dos niveles de tratamiento riego (R: con riego y S: sin riego) y las tres proporciones de tamaño (25B75S, 50B50S y 75B25S). Primer panel: IA resultantes luego de 2 meses de comenzado el ensayo. Panel central: IA resultantes luego del año de comenzado el ensayo. Último panel: IA resultantes luego de 2 años de comenzado el ensayo.

A los dos años, lo que se observa al comparar la respuesta de la especie entre tratamiento de riego y tratamiento sin riego es que los valores de IA de los testigos se hallan muy cercanos al cero independientemente de la proporción de tamaños. Sin embargo, las plantas regadas presentan las mayores magnitudes en sus respuestas. *B. pictus* presenta los valores más altos de IA en todas las proporciones pero estas diferencias son aún ms marcadas cuanto mayor fue su tamaño inicial (75B25S).

A medida que pasa el tiempo, el efecto más importante sobre la agresividad de las especies estuvo dado por el agregado de agua: todas las respuestas tienden a magnificarse en los casos en los que recibieron tratamiento de riego. La especie cuya agresividad presentó mayores efectos por el agregado de agua fue *B. pictus*. Por su parte *P. speciosa* se vio más afectada en su agresividad, aún cuando su tamaño inicial fue mayor que el de su vecina, llegando a valores negativos con el paso del tiempo al estar junto a *B. pictus* y regada (pasa de valores positivos a negativos).

4.4 Materiales y métodos: COMPETENCIA en el largo plazo

EXPERIMENTO 4

Con esta segunda experiencia, se estudió la resultante de la competencia en el largo plazo, **evaluando la hipótesis 4.2, que afirma que la especie más xerofítica es la que gana en la competencia a largo plazo.**

Para ello, se contaba con datos que permitían evaluar el resultado de las interacciones en una ventana temporal de 7 años: 2001-2008. Se usó una metodología de probabilidad de transiciones (cadenas de Markov) con la que se estudiaron los cambios en la comunidad del coironal en una ventana temporal de 7 años.

Las cadenas de Markov son modelos matemáticos que simulan procesos estocásticos. Estos modelos pueden ser parametrizados a través de estimaciones empíricas de probabilidades de transición entre dos estados discretos en un sistema (Balzter 2000). Para ajustar o parametrizar el modelo, debemos transformar los datos del sistema de estudio (en nuestro caso parcelas en el campo) en un conjunto de puntos distribuidos en el espacio (Hill *et al.* 2004). El “estado” de cada punto en un momento dado está determinado por la especie a la que pertenece el individuo que lo ocupa (Isagi y Nakagoshi 1990, Aaviksoo 1995, Wotton 2001a, 2001b). Con observaciones repetidas en parcelas permanentes se construye la matriz con las probabilidades de transición entre cada par de estados (Usher 1981). La transición de un estado a otro es equivalente al reemplazo de un individuo de una especie por un individuo de otra en un punto dado del espacio o la permanencia del mismo, o por lo menos de uno de su misma especie, en el estado original (Balzter 2000).

4.4.1 Diseño experimental y protocolo de mediciones

Para cumplir con el objetivo se trabajó en una parcela de 20 m × 30 m, representativa de la comunidad delimitada y clausurada al pastoreo en 1998 por el Dr. Martín Aguiar (Investigador IFEVA-CONICET) y su grupo de trabajo, en el campo experimental del INTA Río Mayo (Wiegand *et al.* 2006). En este trabajo se han estudiado las probabilidades de transición de un estado inicial “t”, en 2001, a un estado “t+1”, 7 años más tarde, en 2008. A partir de allí, se proyectó el modelo por 20 unidades de tiempo (140 años).

En el año 2001, dicha parcela fue relevada en toda su extensión y se confeccionaron 6 mapas de vegetación de 10 × 10 m en donde se identificaron todos los individuos presentes con su identidad, forma y tamaño; mediante cuadrantes de 0,5 m ×

0,5 m (Figura 4.4). Por tanto en dichos mapas están representados en escala todos los individuos observados y se han incluido también el suelo desnudo (SD) y el material muerto o broza

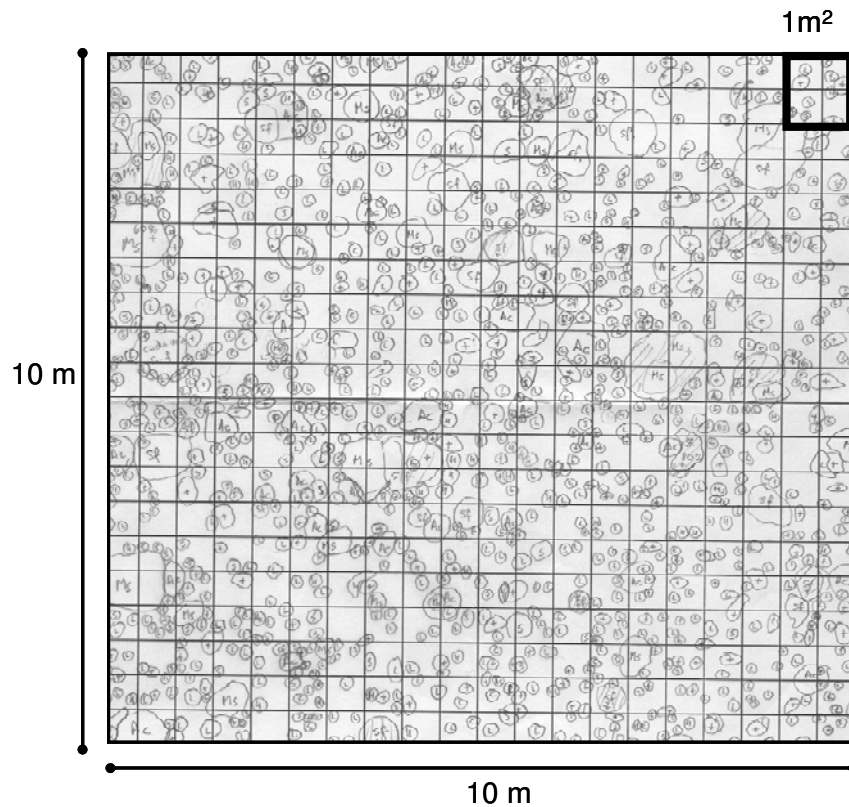


Figura 4.4: Imagen de uno de los 6 mapas de vegetación confeccionados en 2001. Cada mapa abarcaba una superficie de 100 m². En total los 6 mapas cubrían la superficie completa de la parcela clausurada al pastoreo en 1998 (20 × 30 m) y relevada por primera vez en 2001 por el grupo de trabajo del Dr. Martín Aguiar

En el año 2008, se volvieron a confeccionar los mapas de la misma parcela de 20 × 30 m establecida en 1998 y mapeada en 2001. En esta segunda oportunidad, cada uno de los mapas era de 2 × 4 m ó de 2 × 2 m, por tanto para cubrir el área completa se confeccionaron en total 159 mapas de vegetación (Figuras 4.5 y 4.6)

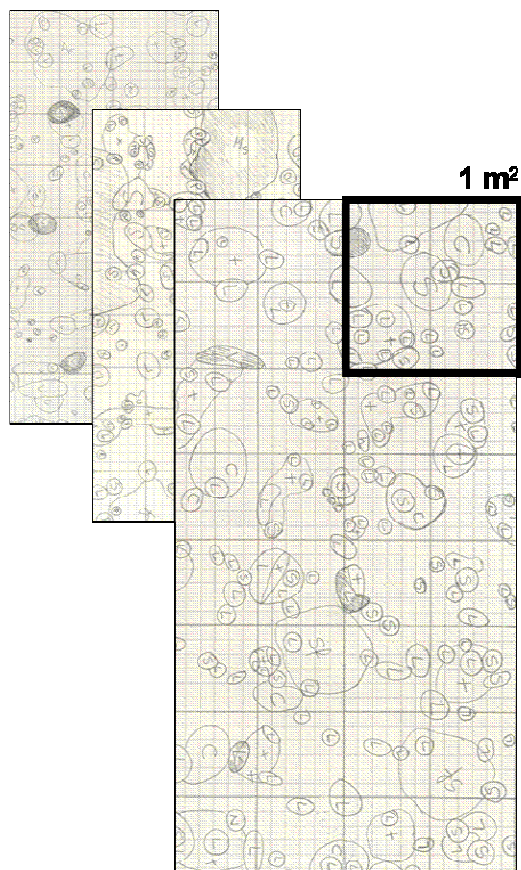


Figura 4.5: Imagen de uno de los mapas de vegetación confeccionados en 2008 sobre la parcela previamente relevada en 2001. La superficie de cada uno de los mapas de vegetación realizados en el año 2008 fue de 4 m² o de 8 m². También en esta oportunidad se cubrió el área completa de 20 × 30 m

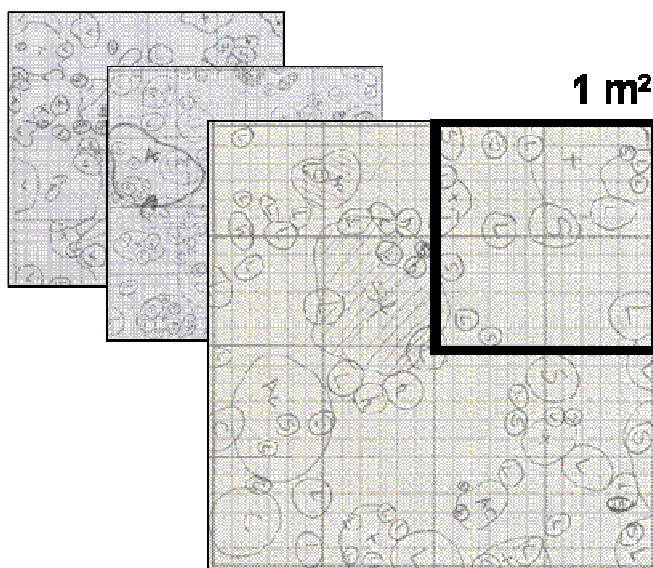


Figura 4.6: Detalle de uno de los mapas confeccionados en 2008. Allí se observan claramente delimitadas todas las especies presentes tanto de arbustos como de pastos e incluso se incluyó el suelo desnudo y el material muerto

Las categorías incluidas en el relevamiento fueron:

1) Pastos:

- 1a- *Bromus pictus* (Bp)
- 1b- *Bromus setifolius*
- 1c- *Pappostipa speciosa* = *Stipa speciosa* (Ps)
- 1c- *Pappostipa humilis* = *Stipa humilis* (Sh)
- 1d- *Stipa ibari*
- 1e- *Festuca argentina*
- 1f- *Carex* sp
- 1g- *Poa ligularis* (Pl)
- 1h- *Poa lanuginosa*
- 1i- *Hordeum comosum*

2) Arbustos (arb)

- 2a- *Adesmia campestris* = *Adesmia volkmanni*
- 2b- *Senecio filaginoides*
- 2c- *Mulinum spinosum*
- 2d- *Berberis heterophylla*

3) Herbáceas

4) Suelo desnudo (SD)

5) Material muerto o broza (M)

Todos estos grupos fueron identificados en los mapas; sin embargo, para la construcción de las matrices de probabilidad de transición se agruparon en sólo 8 categorías, resultando: 5 categorías correspondientes a gramíneas (Bp, Ps, Sh, Pl y O), 1 categoría que incluye a todos los arbustos (arb) y 2 categorías adicionales que representan al suelo desnudo (SD) y el material muerto (MM) (Tabla 4.2).

Categoría	Grupo	Descripción
Bp	gramínea	<i>Bromus pictus</i>
Ps	gramínea	<i>Pappostipa speciosa</i>
Sh	gramínea	<i>Pappostipa humilis</i>
Pl	gramínea	<i>Poa ligularis</i>
O	gramínea	otros pastos
arb	arbustos	todas las especies de arbustos
SD	abiótico	suelo desnudo
MM	abiótico	material muerto, broza

Tabla 4.2: Detalle de las 8 categorías seleccionadas entre las 17 relevadas, tanto en los mapas de vegetación confeccionados en 2001 como en los confeccionados en 2008. Se incluye la descripción y las abreviaturas utilizadas para cada una de ellas.

4.4.2 Análisis de datos

Se escanearon los mapas confeccionados en ambas fechas, y las imágenes fueron digitalizadas con el software QGis (Quantum Gis Project 2007; Free Software Foundation, Inc). Los mapas correspondientes a 2001 y 2008 fueron geo-referenciados sobre una misma matriz de 20×30 m para superponer el área relevada en ambos momentos. Una vez unificados los mapas, se identificó sobre cada uno de ellos, el área ocupada por cada una de las 8 categorías de la Tabla 4.2.

Mediante 5 conjuntos de coordenadas al azar (10.000 puntos cada conjunto) ubicadas sobre la matriz de 20×30 m se registró la identidad de la especie que ocupaba cada uno de los puntos en el momento inicial (2001) y la identidad de la especie que lo ocupaba 7 años más tarde (ver Figura 4.9). Con esta información se construyó, para cada conjunto de puntos, la matriz de probabilidades de transición entre los estados (Apéndice 1). Las 5 pseudoréplicas (5 conjuntos de 10.000 puntos cada uno) permitieron obtener una medida de dispersión de las proyecciones del modelo.

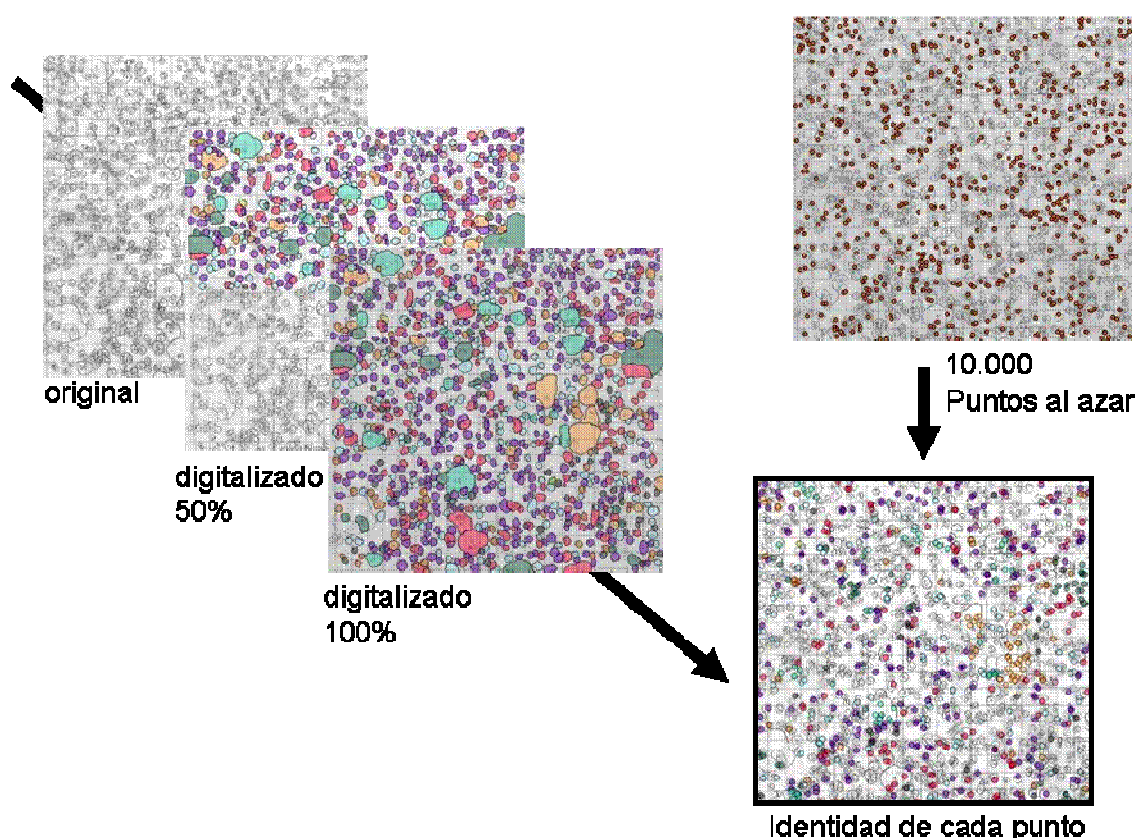


Figura 4.7: Proceso de digitalización de los mapas de vegetación relevados. Una vez digitalizados se ubicaron en cada uno de los mapas los 10000 puntos (coordenadas al azar). Este proceso se repitió 5 veces (5 conjuntos de puntos). Se estableció el estado de cada uno de esos puntos en el tiempo t y en el tiempo $t + 1$ según las categorías incluidas en la Tabla 4.2.

4.4.3 Modelo de matrices de transición

A partir de una tabla de contingencia, en donde la entrada n_{ij} indica el número de puntos ocupados por j en el tiempo t que luego se encontraban ocupados por i en el tiempo $t+1$, se estima la probabilidad de transición, p_{ij} :

$$p_{ij} = \frac{n_{ij}}{\sum_i n_{ij}}$$

Una vez obtenidas las 5 matrices de transición entre estados (Apéndice 1), con la colaboración del Dr. Marcos Texeira y mediante la utilización del programa R (<http://cran.r-project.org/>; Crawley 2007; Soetaert y Herman 2009), se implementaron mediante programación los 5 modelos y se extrajeron diversos indicadores de la dinámica de la comunidad.

Estructura estacionaria de la comunidad

Para cada una de las 5 matrices construidas se estimó la estructura estable de estados de la comunidad. Ésta está dada por el vector propio dominante de cada matriz, normalizado a 1 (Caswell 2001, Hill *et al.* 2004).

Transiciones sucesionales a escala poblacional

Describe los procesos que determinan la sucesión para cada uno de los estados o categorías estudiados.

1) **Colonización (pc)**. Evalúa los casos en que una especie ocupa en $t + 1$ un punto desocupado en t (es decir ocupado con suelo desnudo o material muerto). Representa la eliminación de espacios desocupados.

$$P(j) = p_{js}$$

siendo $P(j)$ la probabilidad de que la especie j ocupe un punto ocupado previamente por s (suelo desnudo + material muerto)

2) **Perturbación (pd)**. Evalúa los casos en que un punto ocupado en tiempo t es desocupado en el tiempo $t+1$. Es la liberación de suelo desnudo.

$$P(j) = p_{sj}$$

3) **Persistencia (pp)**. Evalúa los casos en los que un punto ocupado por una especie en tiempo t se mantiene ocupado por la misma especie en tiempo $t + 1$

$$P(j) = p_{jj}$$

4) **Reemplazo (pr 1 o 2)**. Se considera que ocurrió un reemplazo entre t y t+1 cuando un punto ocupado por una especie en tiempo t es ocupado por otra especie en tiempo t+1. El mecanismo detrás de este parámetro es el de una especie que desplaza a un competidor inferior (Russ 1982, Sebens 1986). Esta probabilidad puede calcularse en dos “sentidos”:

4a- **pr1** (reemplazo): la especie foco fue reemplazada por otra en t + 1

4b- **pr2** (reemplazo por parte de): la especie foco reemplaza a otra en tiempo t+1

$$P(\text{reemplazo de la especie } j) = 1 - p_{jj} - p_{sj} \\ j = 1, \dots, s-1$$

$$P(\text{reemplazo por parte de la especie } i) = \frac{1}{s-2} \sum_{j \neq i, s} p_{ij}$$

En este último caso de reemplazo p_{ii} y p_{is} fueron excluidas puesto que representan la persistencia (punto ocupado en ambos tiempos por la especie i) y la colonización (punto ocupado por s y luego por i) y no reemplazo.

Transiciones sucesionales a escala de la comunidad

Describe los procesos que determinan las transiciones pero a escala de la comunidad

5) **Colonización (pcC)**. Evalúa la probabilidad de que un punto con suelo desnudo o material muerto sea colonizado por cualquier categoría biótica

$$P(\text{colonización}) = \sum_{i \neq s} p_{is} = 1 - p_{ss}$$

6) **Perturbación (pdC)**. Evalúa los casos en que un punto ocupado, seleccionado al azar de la comunidad estacionaria resulte desocupado entre t y t+1, es igual al promedio de las probabilidades de perturbación de cada especie

$$P(\text{perturbación}) = \frac{\sum_{j \neq s} w_j p_{sj}}{\sum_{j \neq s} w_j}$$

7) **Reemplazo (pr1C o pr2C)**.

7a- **Reemplazo (pr1C)**: Evalúa la probabilidad de reemplazo en promedio sobre la distribución estacionaria

$$P(\text{reemplazo}) = \frac{\sum_{i \neq s} w_i (1 - p_{ii} - p_{si})}{\sum_{i \neq s} w_i}$$

7b- Reemplazo por parte de (pr2C):

$$P(\text{reemplazo por parte de}) = \frac{\frac{1}{s-2} \sum_{i \neq s} w_i \sum_{j \neq i, s} p_{ij}}{\sum_{i \neq s} w_i}$$

Dinámica sucesional

Se estiman indicadores de las tasas de cambio sucesional a nivel comunitario.

8) Tasa de recambio (tt): La tasa de recambio es la tasa a la cual un punto cambia de estado. Conformar una medida de la tasa de cambio sucesional. La tasa de recambio de la especie i es la probabilidad de que un punto en estado i cambie a otro estado entre t y $t + 1$.

$$\tau_i = (1 - p_{ii})$$

9) Tiempo de recambio (tit): el tiempo de recambio es la inversa de la tasa de recambio.

$$E = 1/\tau_i$$

10) Tiempo de recambio promedio: se trata del tiempo que tarda en promedio un punto de la comunidad estacionaria en cambiar de estado (el suelo desnudo y material muerto inclusive)

11) Tiempo de recambio biótico promedio: se calcula el tiempo de recambio promedio pero solo en los puntos ocupados por vegetación (no se incluye suelo desnudo ni material muerto).

$$\bar{E}_{bio} = \frac{\sum_{i \neq s} \frac{w_i}{\tau_i}}{\sum_{i \neq s} w_i}$$

12) Tiempo de recurrencia (tr): es el tiempo que tarda un punto en retornar a su estado original. Es decir, el tiempo que tarda una categoría que ocupa un punto en volver al mismo punto luego de haberlo abandonado. El tiempo de recurrencia de Smoluchowski del estado i es la media de tiempo transcurrido entre que un punto deja el estado i y luego retorna a él.

$$\theta_i = \frac{i - w_i}{w_i(1 - p_{ii})}$$

13) **Tiempo medio de recurrencia biótico:** es el tiempo que tarda en promedio una categoría biótica en reocupar un punto previamente abandonado (no se incluye suelo desnudo ni material muerto)

$$\bar{\theta}_{bio} = \frac{\sum_{i \neq s} w_i \theta_i}{\sum_{i \neq s} w_i}$$

Entropía, complejidad y predecibilidad de la sucesión

Estos parámetros indican cuan predecible (o impredecible) es el destino de una sucesión para cada uno de los estados considerados y para la comunidad en su conjunto.

14) **Complejidad de Tanner:** Es la proporción de probabilidades de transición diferentes de 0 en la matriz. Este índice provee información limitada por ser insensible a la magnitud de las probabilidades de transición (Hill *et al.* 2004).

15) **Entropía H:** Considera no solo los elementos diferentes de cero en la matriz de probabilidad sino también la magnitud de las transiciones. Es una medida inversa de la predecibilidad del destino de un punto en el espacio y por lo tanto de la sucesión para una especie.

$$H(p_j) = - \sum_i p_{ij} \log p_{ij}$$

16) **Entropía promedio H(P):** es el promedio de las entropías en la distribución estacionaria generada por la matriz de transición P.

$$H(P) = - \sum_{j=1}^s w_j \sum_{i=1}^s p_{ij} \log p_{ij}$$

Si, $H(P) = 0$ sucesión determinista, el estado de un punto en el tiempo $t+1$ está completamente determinado por el estado presente en el punto en el tiempo t .

Si, $H(P) = H_{max}(P) = \log(1/s)$ sucesión impredecible. Siendo s el número de estados considerados en la construcción del modelo de Markov.

17) **Entropía normalizada Hn(P):** es la entropía promedio dividida la entropía máxima, la cual es función del número de estados en la comunidad.

$$H_n(P) = H(P)/H_{\max}(P)$$

Convergencia de la comunidad al régimen estacionario

Estos parámetros indican a que velocidad se aproxima la comunidad a la estructura estacionaria luego de una perturbación o desde un estado inicial arbitrario.

La tasa de convergencia de la comunidad al régimen estacionario puede medirse de varias maneras (Caswell 2001)

18) Tasa de aproximación a la estructura estable (“damping ratio”, ρ):

Esta medida es una estimación de la tasa de convergencia mínima (es decir la más “lenta”) al régimen estacionario, luego de una perturbación puntual (Caswell 2001). Provee un límite inferior a la tasa de convergencia. Es decir que la velocidad con que la comunidad vuelve a su estado estacionario es igual o mayor a ρ (Hill *et al.* 2004).

$$\text{Tasa de convergencia } \rho = \lambda_1/|\lambda_2|$$

donde λ_1 representa el valor propio dominante de la matriz de transición y λ_2 el valor propio subdominante.

$$\text{Vida media de la perturbación: } \ln 2/\ln \rho$$

19) Ergodicidad de Dobrushin ($\alpha(M)$): revela una importante conexión entre las probabilidades de transición y la tasa de convergencia. Este coeficiente depende de las diferencias entre las columnas de P, cada una de las cuales es la distribución de probabilidades de destino de cada punto ocupado por una especie. La tasa de convergencia de la comunidad está inversamente relacionada con las diferencias entre especies.

Si, $\alpha(M) = 0$, la comunidad converge a su distribución estacionaria en una iteración es decir que las columnas de P son iguales porque las especies se comportan idénticamente

Si, $\alpha(M) = 1$, la comunidad nunca converge, las especies tienen destinos completamente diferentes

Tasa de convergencia = $-\ln \alpha$, donde α está dado por $\alpha = \frac{1}{2} \max_{j,k} \|m_{\cdot j} - m_{\cdot k}\|$ y $m_{\cdot j}$ y $m_{\cdot k}$ son las columnas de la matriz P, y $\|\cdot\|$ representa la norma-1.

4.5 Resultados: COMPETENCIA en el largo plazo

Estructura estacionaria de la comunidad

La composición de la comunidad obtenida a partir de los mapas de vegetación (relevando el estado de cada una de las coordenadas en 2001 y 2008) muestra que el mayor porcentaje de ocupación corresponde a suelo desnudo (aproximadamente 50%). Si se le suma el material muerto, el porcentaje ocupado por las categorías abióticas alcanza el 65% (Figura 4.8). Dentro de las categorías bióticas los pastos que presentan el mayor porcentaje son *P. ligularis* y *P. speciosa* y los arbustos. Las categorías que más cambios han presentado con el tiempo son *P. humilis* que muestra una disminución con los valores similares a los de 2008 en la estructura estable y *B. pictus* con un aumento y por tanto una mayor representatividad en la estructura estable (para más detalle sobre estructura estable ver Figura 4.10).

En base a la matriz de probabilidad de transiciones obtenida al comparar la comunidad en 2001 y 2008 (Figura 4.9) se puede observar que todas las transiciones entre pares de estados tienen probabilidad de ocurrir (todos los elementos son distintos de 0). Sin embargo las transiciones más probables fueron aquellas que incluyen a las categorías abióticas.

Como se mencionó anteriormente, el suelo desnudo es el estado más representado en la estructura estable de la comunidad (Figura 4.10). El mismo representa aproximadamente un 50% y alcanza el 65% si se suma el material muerto. Dentro de las categorías bióticas (Tabla 4.2) la más frecuente corresponde a la gramínea *P. ligularis* (Pl) seguida por los arbustos (arb) y luego por *Pappostipa speciosa* (Ps). Por su parte *P. humilis* (Sh), *B. pictus* (Bp) junto a Otros pastos (O) presentan los valores más bajos (menores al 10%).

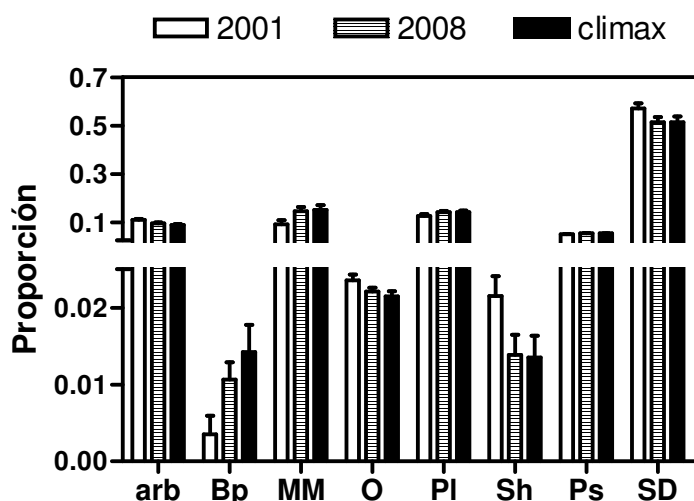


Figura 4.8: Estructura de la comunidad: representatividad de cada una de las 8 categorías incluidas (O, Sh, Bp, Pl, Ps, arb, MM y SD; ver tabla 4.2). Estructura de la comunidad en 2001 (barra vacía). Estructura de la comunidad en 2008 (barra rayada) y la estructura climácica o estructura estable proyectada (barra llena). Más adelante se describe la estructura estable (Figura 4.10)

		Estado inicial (2001)							
		arb	Bp	MM	O	Pl	Sh	Ps	SD
Estado final (2008)	arb	0,413	0,121	0,083	0,048	0,057	0,074	0,068	0,049
	Bp	0,008	0,200	0,014	0,008	0,010	0,021	0,014	0,010
	MM	0,195	0,151	0,214	0,117	0,147	0,165	0,170	0,124
	O	0,010	0,006	0,015	0,089	0,021	0,016	0,020	0,023
	Pl	0,085	0,136	0,129	0,113	0,207	0,129	0,096	0,147
	Sh	0,017	0,009	0,015	0,012	0,010	0,050	0,011	0,013
	Ps	0,035	0,025	0,054	0,081	0,043	0,049	0,105	0,056
	SD	0,238	0,351	0,477	0,532	0,505	0,496	0,514	0,578

Figura 4.9: Matriz de probabilidad de transición promedio de las 5 matrices originales (obtenidas de los 5 conjuntos de 10000 coordenadas al azar). A partir de estas 5 matrices (Apéndice 1) se trabajó con la media y el error estándar. Categorías incluidas: arbustos (arb), *Bromus pictus* (Bp), material muerto (MM), otros pastos (O), *Poa ligularis* (Pl), *Pappostipa humilis* (Sh), *Pappostipa speciosa* (Ps) y suelo desnudo (SD).

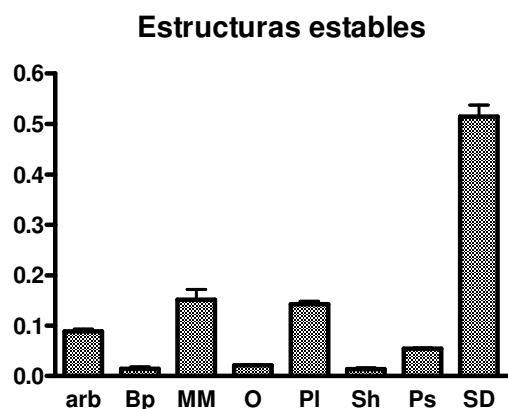


Figura 4.10: Estructura estacionaria de la comunidad. Estructura que alcanza la comunidad en el clímax. En el eje de las ordenadas: proporción ocupada por cada categoría en la estructura estable de la comunidad. En el eje de las abscisas se incluyen todas las categorías relevadas: arbustos (arb), *Bromus pictus* (Bp), material muerto (MM), *Poa ligularis* (Pl), *Pappostipa humilis* (Sh), *Pappostipa speciosa* (Ps) y suelo desnudo (SD).

La proyección de la comunidad en 20 unidades temporales (de 7 años cada iteración = 140 años totales) presenta valores similares a los de la comunidad en 2001 y en 2008, es decir que esta comunidad se encuentra muy cercana a su composición climática (Figura 4.11)

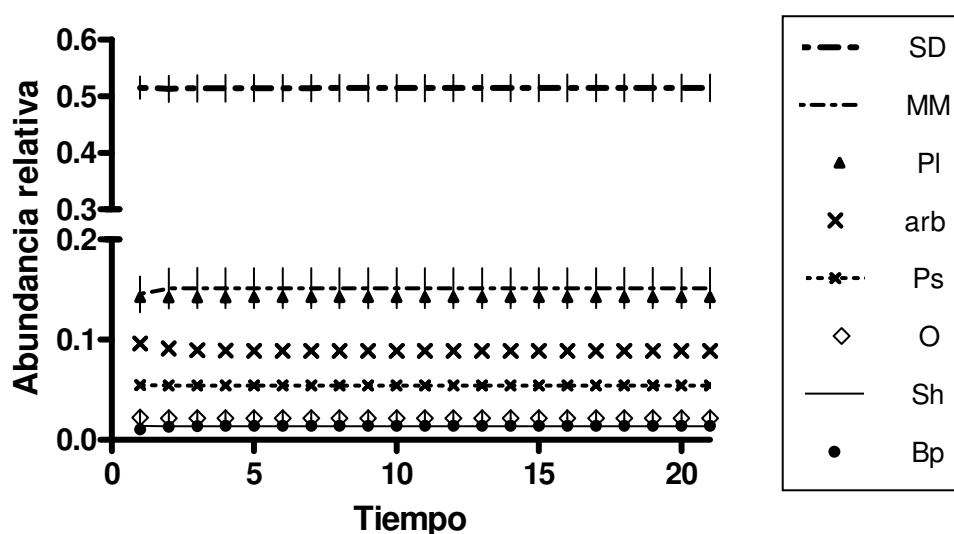


Figura 4.11: Proyección de la estructura de la comunidad a 140 años. Cada unidad de tiempo representa una iteración de 7 años. Se incluyen las 8 categorías relevadas

Transiciones sucesionales a escala poblacional y comunitaria

Los arbustos, *B. pictus* (con mayor variabilidad) y *P. ligularis* poseen los valores más altos de **persistencia** (pp) (40 y 50%) mientras que las otras categorías poseen valores menores al 10% (Fig. 4.12A). Es decir que para la mayoría de los grupos los espacios ocupados originalmente (2001) cambiaron su identidad en el transcurso de los 7 años. Estos cambios de identidad de los puntos en el espacio podrían deberse tanto al reemplazo (en tiempo $t + 1$ el punto se halla ocupado por otra especie que la desplazó) como a la perturbación (en tiempo $t + 1$ hay suelo desnudo o material muerto) (Figura 4.12).

Todas las categorías se vieron afectadas por el **reemplazo** (pr1) por parte de otras (entre un 15% y un 35%). Los valores más bajos los presentaron *P. ligularis* y los arbustos. Es decir que entre un 15% y un 35% de los espacios ocupados por dichas especies en t se encuentran ocupados por otra especie en $t + 1$ (Figura 4.12B).

Todas las categorías poseen valores elevados de **perturbación** (pd) (entre 20 y 50%). Es decir que entre un 20% y un 50% de los espacios ocupados en 2001 por estas especies, están ocupados por suelo desnudo o material muerto en 2008. *B. pictus* y los arbustos presentan los valores más bajos (20% y 35% respectivamente) (Figura 4.12C).

Las especies con mayor **colonización** (pc), las que presentan un mayor avance sobre suelo desnudo (ocupación) son *P. ligularis* seguida por *P. speciosa* y arbustos. Las otras categorías presentan valores muy bajos, menores al 5% (Figura 4.12D).

Las especies que más **reemplazaron** a otras (pr2) fueron *P. ligularis*, *P. speciosa* y los arbustos. Sin embargo los valores generales son bajos (solo *P. ligularis* supera el 10%) esto indica que no es el proceso más importante para estas especies (Figura 4.12E).

Los arbustos conformarían el grupo más estático con una persistencia de 40%. Una vez instalado, este grupo mantiene el % de ocupación de sitios no a través de la colonización de suelo desnudo ni del reemplazo de otras especies (pr2) sino a través de la persistencia en los espacios previamente ocupados (Figura 4.12).

A nivel comunitario los valores más elevados corresponden a la perturbación, es decir a la generación de suelo desnudo, y los valores más bajos corresponden a la colonización, es decir el avance de las especies sobre el suelo desnudo; esto explicaría el elevado porcentaje de suelo desnudo presente en la estructura estable (Figura 4.12F)

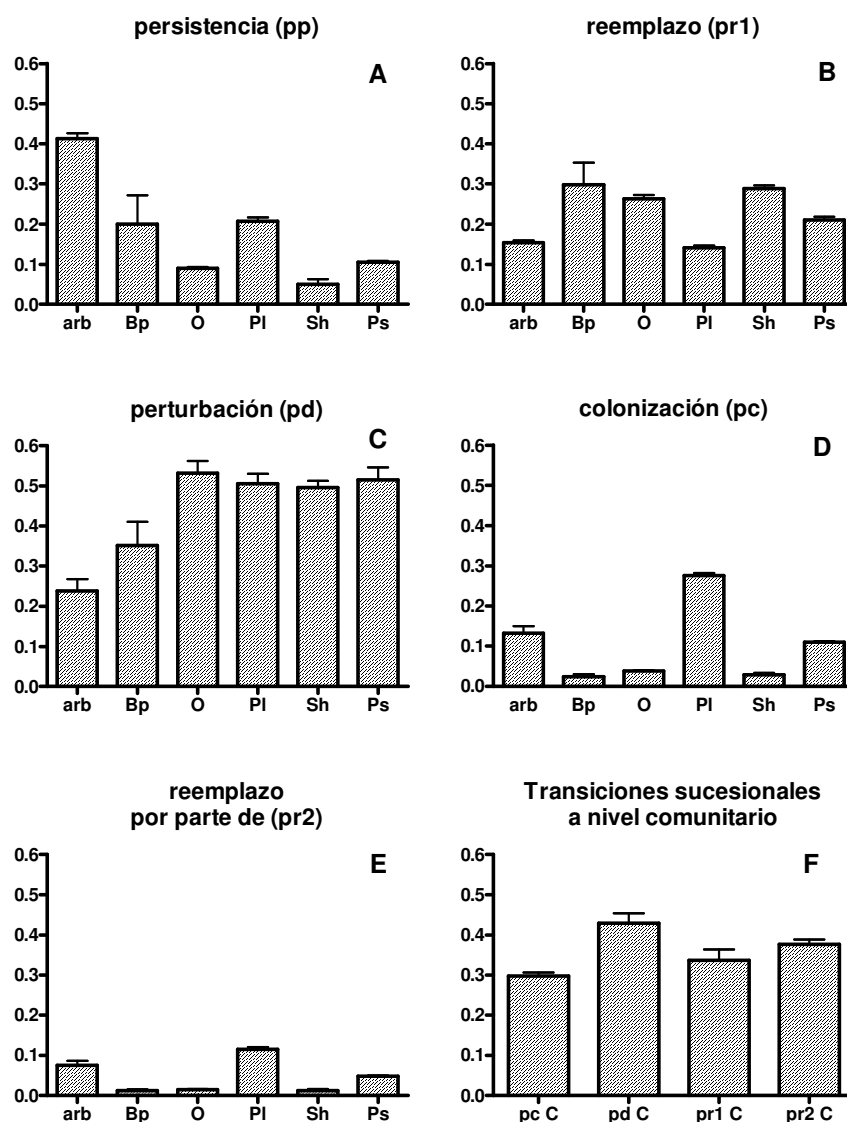


Figura 4.12: Transiciones sucesionales para las 6 categorías bióticas y el promedio para la comunidad. En el eje de las ordenadas: proporción ocupada por cada categoría en la estructura estable de la comunidad. En el eje de las abscisas están las categorías bióticas: arbustos (arb), *B. pictus* (Bp), otros pastos (O), *P. ligularis* (Pl), *P. humilis* (Sh) y *P. speciosa* (Ps). Panel A: Persistencia. Panel B: reemplazo pr1. Panel C: perturbación. Panel D: colonización. Panel E: Reemplazo por parte de (pr2) y Panel F: se presentan los promedios para toda la comunidad.

P. ligularis presenta la mayor dispersión sobre suelo desnudo (**colonización**: 30%) A su vez, también muestra las mayores frecuencia de reemplazo sobre otras especies (pr2) lo cual podría estar asociado con una alta capacidad competitiva. Posee una persistencia intermedia y un alto % de perturbación lo cual deja en evidencia la alta movilidad de esta especie ganando espacio a través del reemplazo y la colonización (Figura 4.13).

Los espacios ocupados en 2001 por *B. pictus* tienen principalmente 2 destinos: permanecer ocupados por *B. pictus* (20% persistencia) o ser reemplazados por otras especies (15 % reemplazo). El destino menos frecuente es pasar a estar ocupado por suelo desnudo (perturbación, posee valores menores que los otros pastos) (Figura 4.13).

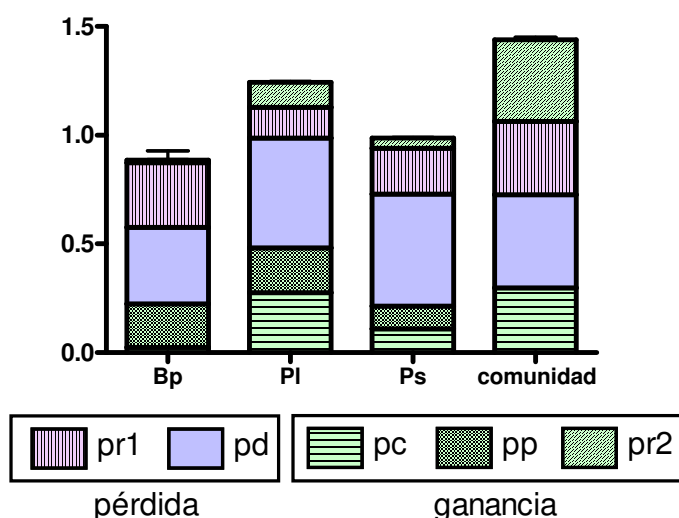


Figura 4.13: Parámetros de transición sucesional para las 3 especies de pastos del Coironal estudiadas y el promedio de las transiciones para toda la comunidad. En el eje de las ordenadas: proporción ocupada por cada categoría en la estructura estable de la comunidad. En el eje de las abscisas se encuentran las categorías bióticas de interés: *Bromus pictus* (Bp), *Poa ligularis* (Pl) y *Pappostipa speciosa* (Ps). Los parámetros incluidos se dividieron según si se trata de parámetros de **pérdida** de espacios (pérdida en t+1 de espacios ocupados en t): reemplazo (pr1), perturbación (pd) o de **ganancia** (ganancia de espacios entre t y t+1): persistencia (pp), reemplazo por parte de (pr2) y colonización (pc).

Dinámica sucesional

Todas las categorías bióticas presentan elevados **tiempos de recambio** (entre 7 y 12 años) (Figura 4.14). Es decir que estos grupos tardan entre 7 y 12 años en abandonar un sitio que ocupan. Los valores más altos entre las categorías bióticas corresponden a los grupos con mayor persistencia: arbustos, *B. pictus* y *P. ligularis*. Estos tres grupos por lo tanto, presentan la menor tasa de recambio (que es la inversa del tiempo de recambio). En el caso de las categorías abióticas presentan valores más altos, es decir que el suelo desnudo se mantiene como tal durante en promedio 15 años. Esto coincide con las tasas de recambio más baja para esta categoría.

El **tiempo de recurrencia** (Figura 4.14) presenta valores altamente variables siendo para la mayoría de los grupos menores a 300 años. *B. pictus* presenta los valores más elevados que alcanzan en promedio los 1500 años seguida por *P. humilis* con un promedio de 500 años. Dentro de las restantes categorías (se hallan todas en el mismo orden de magnitud) los valores más altos corresponden a otros pastos -O- (300 años) seguida por *P. speciosa* (150 años). La mayoría de estos valores se encuentran por debajo del **tiempo medio de recurrencia biótico** que alcanza los 700 años (debido a los elevados valores de *B. pictus*). Las especies de pastos más raras (Figura 4.10): *B. pictus*, otros pastos y *P. humilis* son las especies con mayor tiempo de recurrencia, es decir que son aquellas que tardan más tiempo en reocupar un espacio. Cuando se incluye en el promedio de los tiempos de recurrencia a las categorías abióticas (**T' recurrencia totalP**, Figura 4.14) el promedio disminuye (desde 700 a 250). Esto se debe a que los tiempos de recurrencia para las categorías abióticas son muy pequeños debido a que el retorno a suelo desnudo es una de las transiciones con mayor probabilidad de ocurrencia. Cada punto del espacio ocupado por vegetación cambia de estado en promedio cada 3 años (**tiempo de recambio biótico promedio**). Esto indicaría que el tiempo adecuado para estudiar los procesos detrás de las dinámicas de estas especies sería de entre 3 y 5 años (Figura 4.14)

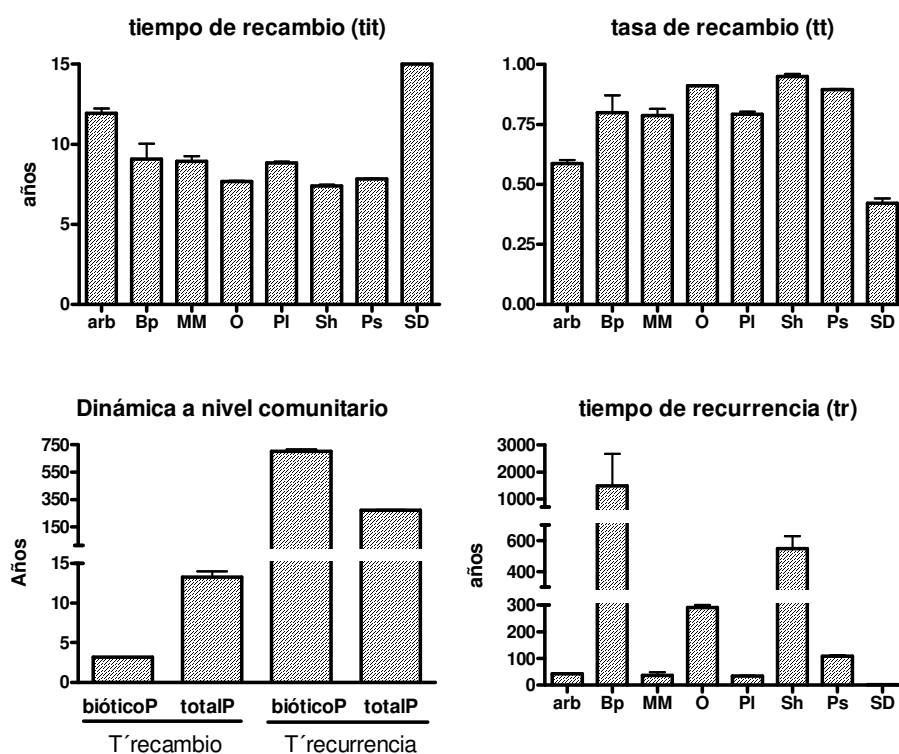


Figura 4.14: Valores de los parámetros de dinámica sucesional, a escala poblacional y de la comunidad. Panel superior izquierdo: tiempo de recambio poblacional. Panel superior derecho: tasa de recambio poblacional. Panel inferior derecho: tiempo de recurrencia poblacional. Panel inferior izquierdo: dinámica a nivel comunitario que incluye tiempo de recambio promedio para todas las categorías (T'recambio totalP) y para las categorías bióticas (T'recambio bióticoP); y tiempo de recurrencia promedio para todas las categorías (T'recurrencia totalP) y para las categorías bióticas (T'recurrencia bióticoP)

Entropía, complejidad, predecibilidad de la sucesión y convergencia de la comunidad al régimen estacionario.

Se trata de una comunidad con una alta complejidad (**complejidad de Tanner** de casi el 100%) puesto que la mayor parte de las transiciones entre estados tienen probabilidad de ocurrir, es decir, son diferentes de 0 (Tabla 4.3). La **entropía** (H) por especie (Figura 4.15) indica cuan predecible es la trayectoria, el destino, de un punto ocupado inicialmente por cada una de las categorías. Todas las categorías, tanto las bióticas como las abióticas presentan altos niveles de entropía (alrededor de 1,5), no es posible conocer la trayectoria de los puntos en el espacio independientemente de que categoría lo esté ocupando inicialmente. Es decir, se trata de una comunidad impredecible con un elevado valor de entropía promedio (mas cerca de 0 significaría que las transiciones serían más deterministas).

Características de convergencia al climax			
Damping Ratio	ρ	2,658	$\pm 0,14$
Vida media de la perturbacion	$\ln 2 / \ln \rho$	0,719	$\pm 0,035$
Ergodicidad de Dobrushin	α	0,474	$\pm 0,018$
Tasa de convergencia	$-\ln \alpha$	0,750	$\pm 0,038$
Entropía, complejidad y predecibilidad de la comunidad			
Complejidad de Tanner		0,947	$\pm 0,006$
Entropía promedio		1,387	$\pm 0,041$
Entropía normalizada		0,671	$\pm 0,018$

Tabla 4.3: Valores obtenidos para los parámetros de convergencia al clímax (damping ratio, vida media de la perturbación, ergodicidad y tasa de convergencia) y de entropía, complejidad y predecibilidad de la comunidad.

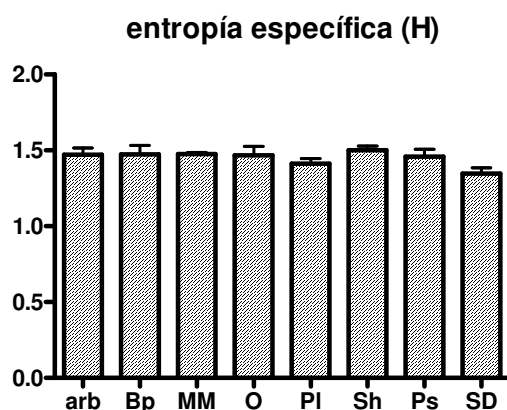


Figura 4.15: Valores de entropía (H) obtenidos para cada una de las 8 categorías.

El valor de **Ergodicidad de Dobrushin** (α) de 0,47 revela que la comunidad del coironal posee elementos lo suficientemente parecidos para que la comunidad converja sin embargo, debido a las diferencias entre los elementos, esa convergencia requerirá varias iteraciones.

La colonización y el reemplazo por parte de (pr2), son los dos procesos que mejor explican la estructura estacionaria de la comunidad ($r=0,986$ y $0,998$) (Figura 4.16A y 4.16D). Esto es coherente con la dinamicidad de la sucesión en la comunidad; de otro modo, por ejemplo, podría haber tomado más relevancia la persistencia. En el ordenamiento de las especies para estos parámetros, con los valores más altos aparece *P. ligularis*, seguida por *P. speciosa* con valores intermedios y *B. pictus* con los valores más bajos (a su vez, *B. pictus* es la especie que mostró los errores estándar más elevados debido a su baja representatividad).

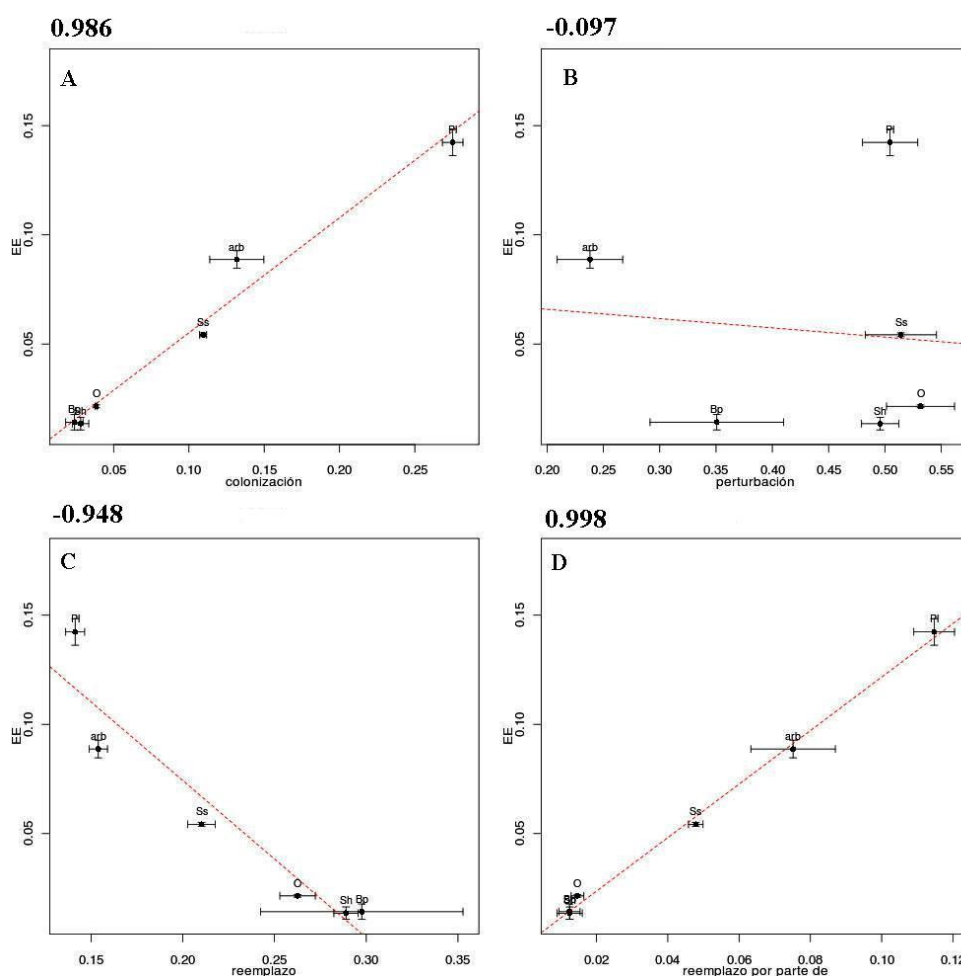


Figura 4.16: Correlación entre los parámetros específicos y la estructura estable (EE: estructura estable o “climáxica”). Panel A: colonización (pc). Panel B: perturbación (pd). Panel C: reemplazo (pr1). Panel D: reemplazo por parte de (pr2).

4.6 Discusión: COMPETENCIA

La especie más tolerante a sequía resultó ser la especie más afectada por la presencia de vecinos en la mayoría de las condiciones. Antes de los dos años de tratamiento la especie más tolerante resultó ser más agresiva que su vecina, con y sin agregado de agua, pero solo cuando tenía un mayor tamaño inicial. Transcurridos dos años de aplicación de tratamiento de riego, su vecina menos tolerante la superó en agresividad en todas las proporciones de tamaño. Los resultados de la competencia dependieron de los tamaños relativos (asimetría en la competencia) y del nivel de disponibilidad de agua.

En la estructura climácica de la comunidad la especie más representada fue *P. ligularis*, con tolerancia y crecimiento potencial intermedios, seguida por *P. speciosa* la especie más tolerante. *B. pictus* en el área de estudio fue una especie poco frecuente. *P. ligularis* la especie más frecuente, con floración anual y un mayor número de semillas pequeñas resultó ser la especie más dinámica. Los parámetros que mejor explicaron la estructura estable de la comunidad fueron la colonización (avance sobre el suelo desnudo o material muerto) y el reemplazo -pr2- (ganancia de “espacio” a costa de la pérdida de una especie vecina).

Las diferencias en agresividad provienen de dos factores: relación de tamaños en el estado inicial y disponibilidad de agua. Antes de los dos años de tratamiento *B. pictus* mostró una mayor agresividad con y sin agregado de agua siempre que fuera de igual o mayor tamaño que su competidora. Luego de dos años, en la mayor parte de los tratamientos la tendencia a una mayor agresividad de *B. pictus* se incrementó dejando en evidencia su mayor habilidad competitiva. Sin embargo, *P. speciosa* resultó ser la especie más agresiva en los casos en los que contaba con un mayor tamaño inicial (25B74S) y sin el agregado de agua extra (tratamiento control).

Las diferencias en las agresividades debidas la proporción de tamaños inicial evidencian la asimetría en la competencia por agua. El efecto de *B. pictus* sobre *P. speciosa* es en casi todo los casos mayor que el de *P. speciosa* sobre *B. pictus*. Si bien en general se acepta que la competencia por luz es la que tiende a ser más asimétrica y la competencia por agua y nutrientes suele ser simétrica (Casper y Jackson 1997), se ha encontrado en estos resultados que, compitiendo principalmente por agua, sólo las plantas grandes de *P. speciosa* son capaces de generar un fuerte efecto negativo sobre el desempeño de *B. pictus*. En el mediano plazo (2 años) *B. pictus* se ve más afecta si se suman los efectos de una vecina grande que consume mas agua con el de una baja disponibilidad de agua por la falta de riego. El riego acentuó con el tiempo las tendencias en las agresividades (exceptuando como se mencionó previamente, los casos en los que *P. speciosa* tenía mayor tamaño inicial, Figura 4.3).

Estos resultados cobran relevancia en el contexto del coironal puesto que se trata de la condición más representativa (sin agregado de agua extra y teniendo en cuenta que en el sitio de estudio el tamaño promedio de matas

de *P. speciosa* es mayor que el de *B. pictus*) (Soriano 1956). Eso sumado al patrón espacial de distribución de estos pastos en forma de anillos alrededor de los arbustos, la competencia es altamente frecuente en la estepa (Soriano *et al.* 1994, Aguiar y Sala 1994).

En el coironal, tal como se observó en otros sistemas semiáridos, un aumento en la disponibilidad del agua intensificó la competencia (Briones *et al.* 1998) y como resultado en los tratamientos de riego se acentuaron los índices de agresividad.

La relevancia de la competencia para la población de *B. pictus* fue documentada por Cipriotti y Aguiar (2005). Estos autores encontraron, en condiciones naturales, que plántulas y semillas de *B. pictus* en competencia con especies del género *Pappostipa* se veían afectadas en emergencia, supervivencia y crecimiento y este efecto se incrementaba en años secos. Integrando esto con nuestros resultados se puede afirmar que la disponibilidad de agua determina en gran medida los parámetros poblacionales de *B. pictus*; ello ocurre como consecuencia de las precipitaciones y de los vecinos, tanto su identidad como su tamaño, que consumen del mismo pool de agua.

En su dinámica a largo plazo, *B. pictus* parece lograr la estabilidad de la población a través de una alta persistencia (Figura 4.17). Cuando se trata de ganancia de representatividad los valores de *B. pictus* son muy bajos (1% de reemplazo y 3% de colonización). Aguiar *et al.* (1992) mostraron que la mayor supervivencia y crecimiento de las plántulas de *B. pictus* estaba asociada con cierto tipo de parches (cerca de arbustos) y con una disminución en la competencia subterránea (en relación a la competencia en condiciones naturales). Es la llegada a los sitios seguros (Soriano y Sala 1986) las que determinan la emergencia junto con las condiciones de humedad dependientes de la precipitación y del nivel de competencia, las que definirán más adelante la supervivencia y el crecimiento de *B. pictus*. Todos estos factores son los que limitan la colonización de *B. pictus* y eso se refleja en las bajas tasas de transición desde suelo desnudo (3%). Esta “sensibilidad espacial” de *B. pictus* también se evidencia en las pérdidas de espacio de esta especie por perturbación y reemplazo por parte de especies vecinas. Estos reemplazos por vecinas serían el resultado de la competencia en años secos (Cap. 4a).

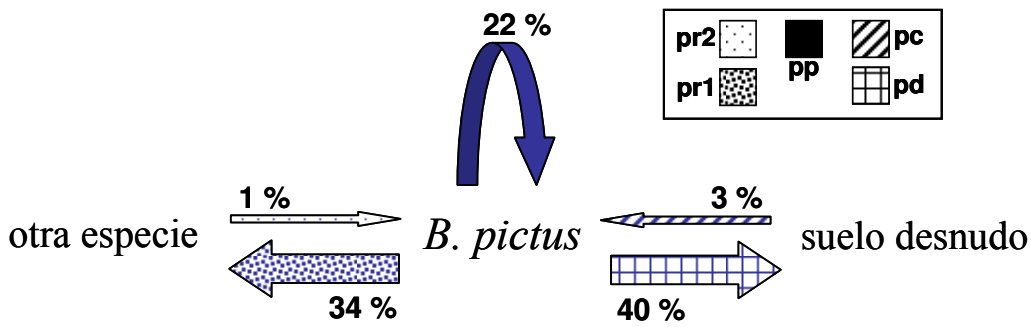


Figura 4.17: Síntesis de las probabilidades de transición para *B. pictus* en una ventana temporal de 7 años. Colonización (pc), perturbación (pd), persistencia (pp), remplazo (pr1) reemplazo por parte de (pr2)

Por su parte *P. speciosa* en su dinámica de largo plazo (Figura 4.18) presenta la menor persistencia (11%) que igualan los porcentajes de colonización. Posee menores pérdidas por reemplazo que *B. pictus* (coincide con las observaciones en el corto plazo sin riego y con plantas de mayor tamaño relativo). El 21% de los casos de reemplazo por parte de otras especies serían el resultado del incremento en la intensidad de la competencia en años húmedos. Se ve más afectada por la perturbación que *B. pictus*. Las matas de *P. speciosa* presentan un importante crecimiento vegetativo, las plantas crecen lateralmente y mantienen alto porcentaje de muerto en pie (Soriano 1956). Este crecimiento lateral implicaría un desplazamiento, una colonización sobre el suelo desnudo lo que podría explicar los mayores porcentajes de colonización y menores de persistencia en relación con *B. pictus*. Este crecimiento vegetativo por sobre el reclutamiento por emergencia concuerda con la floración episódica observada para *P. speciosa* en contraposición con la anual correspondiente a *B. pictus* (Soriano 1956).

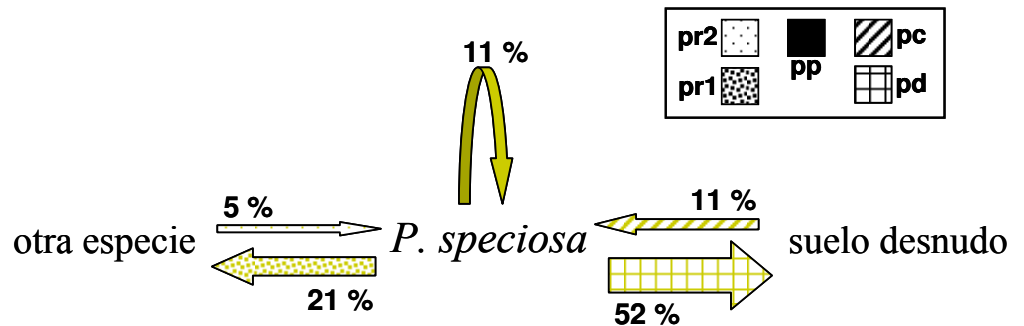


Figura 4.18: Síntesis de las probabilidad de transición para *P. speciosa* en una ventana temporal de 7 años. Colonización (pc), perturbación (pd), persistencia (pp), remplazo (pr1) reemplazo por parte de (pr2)

P. ligularis es la especie más dinámica de las tres especies de pastos estudiados del coironal. Presenta alta ganancia de “espacios” principalmente por colonización sobre suelo desnudo (22%) y persistencia intermedia (17%). La colonización posiblemente esté asociada con la gran cantidad de semillas de pequeño tamaño que produce todos los años, estas semillas se encuentran en los gaps en gran concentración (Fernández *et al.* 2002). Esta especie parece ocupar micrositios que otras no ocupan. En cuanto a la persistencia, es posible que se deba tanto a la permanencia de los mismos individuos (posee la menor tasa de senescencia foliar de las cuatro especies, cap 2) como a la llegada de otros de su misma especie (lo que concuerda con su bajo tiempo de recurrencia). Esto a su vez coincide con valores elevados de pérdidas por perturbación. (Figura 4.19).

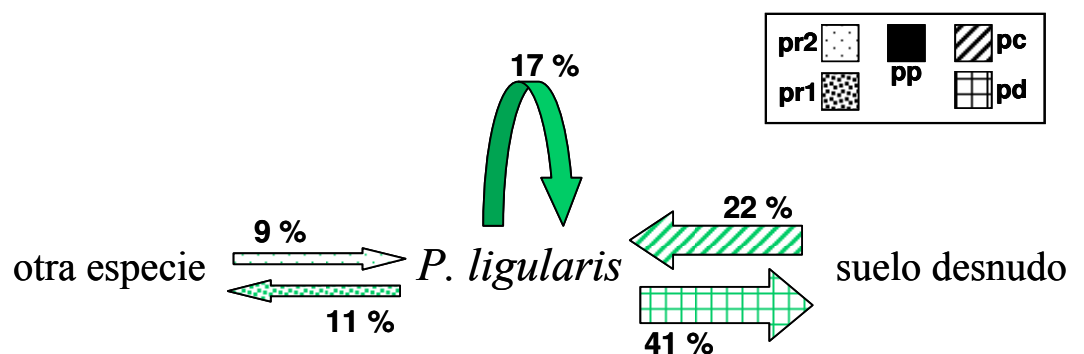


Figura 4.19: Síntesis de las probabilidad de transición para *P. ligularis* en una ventana temporal de 7 años. Colonización (pc), perturbación (pd), persistencia (pp), remplazo (pr1) reemplazo por parte de (pr2).

Finalmente, como se describió para ambientes pobres en nutrientes, las especies menos palatables son las especies dominantes (Wedin *et al.* 1995) y en la estepa patagónica aún en condiciones de clausura se observa este mismo patrón. Tanto *P. ligularis* como *P. speciosa* son especies menos palatables que *B. pictus* y esta última resultó la especie menos frecuente de las tres en el coironal. La elevada variabilidad interanual y estacional en las precipitaciones de este tipo de sistemas (Noy-Meir 1973) sumada a la identidad de los vecinos más frecuentes estarían disminuyendo la disponibilidad de agua para *B. pictus*, y ejerciendo sobre ésta un fuerte control poblacional. A *P. ligularis* la especie con mayor representatividad en la comunidad estacionaria, se la ha asociado principalmente con *B. pictus* debido a su palatabilidad (es menor pero aun así es consumida), composición y tasas de descomposición. Sin embargo ecológicamente es una especie que parece cumplir un rol distinto al de *B. pictus* debido a su alto dinamismo y su mayor tolerancia a sequía lo que la convierte en la especie más conspicua.

Capítulo 5

Discusión general

RESUMEN de los RESULTADOS PRINCIPALES

El objetivo general de esta tesis fue profundizar el conocimiento de la tolerancia a sequía de los pastos de las estepas patagónicas, identificando posibles mecanismos a través de los cuales la alcanzan, y evaluando su relación con la habilidad de competir por el agua. Esta sección comienza haciendo un resumen de los resultados principales asociados a cada uno de los 5 objetivos particulares, los que luego se analizan haciendo foco en cada especie.

Análisis por objetivo

1) Evaluación de los mecanismos de ajuste fenotípico ante cambios en la disponibilidad de agua, i.e., plasticidad de cuatro especies de pastos patagónicos bajo condiciones controladas (Capítulo 2).

Las 4 especies estudiadas presentaron diferencias en plasticidad en la mayoría de las características fenotípicas evaluadas. Las especies más xeromórficas resultaron ser las menos plásticas. La especie originaria del ambiente más productivo (*F. pallescens*) presentó plasticidad intermedia. Para las cuatro especies se observaron valores casi constantes en la biomasa de cada macollo (característica fija) mediados por ajustes en el número (característica de mayor plasticidad). La especie menos sensible a sequía, *P. speciosa*, mostró la mayor plasticidad en biomasa radical (plasticidad positiva: aumenta con el aumento de la sequía) y alta plasticidad en partición priorizando en todo el rango de disponibilidad de agua la biomasa radical (más que las otras especies). La especie más sensible a sequía, *B. pictus*, fue la más afectada en todos los rasgos relacionados con el *fitness*. Esta especie exhibió alta plasticidad negativa en largo de hoja y tasa de elongación foliar, y una tendencia a una menor plasticidad en partición.

El ranking de tolerancia a sequía fue:

Pappostipa speciosa > *Poa ligularis* > *Festuca pallescens* ≥ *Bromus pictus*

2) Evaluación de las potencialidades de crecimiento de cada una de las 4 especies, i.e. sus capacidades fisiológicas en condiciones cercanas al óptimo (Capítulo 3).

Las especies de gramíneas del coironal presentaron diferencias en sus tasas de crecimiento potencial, siendo la especie más tolerante la de

menor crecimiento potencial y la especie menos tolerante y la de tolerancia intermedia, las de mayor $RGR_{m\acute{a}x}$. A diferencia de lo esperado, *Festuca pallescens*, la especie proveniente del ambiente de mayor precipitación, presentó valores intermedios de $RGR_{m\acute{a}x}$.

Ranking de $RGR_{m\acute{a}x}$:

B. pictus > *P. ligularis* > *F. pallescens* > *P. speciosa*

3) Evaluación de la habilidad competitiva por el agua en condiciones naturales de las dos especies más contrastantes en cuanto a su capacidad de ajuste y a sus potencialidades de crecimiento en el corto y mediano plazo (Capítulo 4a).

La especie más tolerante a sequía *P. speciosa* (en competencia con *B. pictus* la especie menos tolerante) resultó ser la especie más afectada en la mayoría de las condiciones. Los dos primeros años del experimento, *B. Pictus* mostró una mayor agresividad, independientemente de la disponibilidad de agua, siempre que fuera de igual o mayor tamaño que su competidora. A partir de los dos años, *B. pictus* resultó ser la especie más agresiva en todas las proporciones de tamaño pero sólo cuando recibió agua extra. Sin riego adicional, *P. speciosa* logró superar a su vecina en agresividad sólo cuando partía de un mayor tamaño inicial.

4) Evaluación, en condiciones naturales, de la modificación en las abundancias relativas en el largo plazo (7 años) de las especies que coexisten en la estepa patagónica más seca; relación con los procesos e interacciones competitivas (Capítulo 4b).

En la estructura climática de la comunidad, inferida a través de un modelo de Markov, la especie más representada fue *P. ligularis*, especie con tolerancia y crecimiento potencial intermedios, seguida por *P. speciosa*, la especie más tolerante. En el área de estudio *B. pictus* fue una especie poco frecuente, pero mostró un aumento de su frecuencia con el tiempo. *P. ligularis* fue la especie con mayores porcentajes de ganancia y pérdida de espacios durante los 7 años, es decir que se trata de la especie con mayor movilidad dentro del coironal. Las dinámicas que mejor explicaron la estructura climática de la comunidad fueron la colonización de espacios desocupados y el reemplazo biótico.

5) Relación entre la capacidad de ajuste de las especies y sus potencialidades de crecimiento con el uso del agua, y su repercusión en la competencia en el corto plazo y en la representatividad en el largo plazo (Capítulo 5).

Este último objetivo fue el propuesto para el presente capítulo. Para alcanzarlo, primero es útil sintetizar las diferencias funcionales entre las

especies para luego integrar los resultados con las diferentes estrategias en el uso del agua que posibilitan la coexistencia en el coironal.

Análisis por especie

Pappostipa speciosa

- 1) presentó la menor disminución del crecimiento por efecto del estrés, es decir, la menor plasticidad ante sequía (Cap. 2).
- 2) fue la única especie que mostró un aumento en la biomasa radical en respuesta a la sequía, mayor plasticidad en dicho carácter (Cap. 2).
- 3) fue la especie que más particionó hacia raíces a partir de los 20 días (Cap. 3) y en todas las condiciones de disponibilidad de agua (Cap. 2).
- 4) presentó las menores tasas de crecimiento potencial (Cap. 3)
- 5) en competencia con *B. pictus* (Cap. 4a):
 - 5a- obtuvo los valores más bajos de agresividad cuando su tamaño era igual o menor que el de su vecina (independientemente del tiempo de competencia y del tratamiento de riego)
 - 5b- presentó mayor agresividad hasta los dos años cuando su tamaño era mayor que el de su vecina y a partir de allí sólo en los casos en los que no recibió agua extra (control)
 - 5c- su desempeño competitivo estuvo asociado con los tamaños relativos de las plantas y con el nivel de disponibilidad de agua.
- 6) en el largo plazo resultó ser una especie codominante junto a *P. ligularis* (Cap. 4b).
- 7) su estabilidad en la comunidad estaría más asociada con la colonización (avance sobre suelo desnudo) que con la persistencia (Cap. 4b).

Bromus pictus

- 1) fue la especie más afectada en crecimiento por efecto del estrés hídrico: mayor plasticidad negativa (Cap. 2)
- 2) fue la única especie en la que se observó una disminución de la senescencia por efecto de la sequía (Cap. 2), lo que sería consistente con los altos costos de construcción de tejido fotosintético: alta biomasa, alta densidad y/o espesor de los tejidos aéreos (Cap. 3)
- 3) presentó la mayor mortalidad con el aumento de la sequía (Cap. 2)
- 4) fue la especie con mayores valores de $RGR_{máx}$ (Cap. 3)
- 5) en competencia con *P. speciosa*:
 - 5a- en general presentó los valores más altos de agresividad. Esto la convierte en la especie con mayor habilidad competitiva.
 - 5b- presentó menor agresividad: antes del año cuando su vecina era de mayor tamaño y a los dos años cuando no recibió agua extra.
 - 5c- su desempeño competitivo estuvo asociado con los tamaños relativos de las plantas y con el nivel de disponibilidad de agua.
- 6) en el largo plazo resultó ser una especie poco frecuente (la menos frecuente entre todos los pastos)
- 7) la estabilidad de su población parece responder principalmente a la persistencia (consistentemente con la disminución de la senescencia bajo sequía planteada en el punto 2).

Poa ligularis

- 1) presentó valores de plasticidad intermedios entre *B. pictus* y *P. speciosa* (Cap. 2)
- 2) mostró una tendencia hacia una mayor plasticidad en la partición aéreo/radical por efecto de la sequía (aumentó la partición hacia raíces con la sequía) (Cap. 2)
- 3) presentó luego de *B. pictus* los mayor valores de $RGR_{\text{máx}}$ (Cap. 3)
- 4) en el largo plazo, es la especie más representada en la comunidad climática del Coironal junto a *P. speciosa* (Cap. 4b).
- 5) presenta el mayor dinamismo con altas tasas de pérdida por perturbación pero elevadas tasas de ganancia por colonización además de su alta persistencia (Cap. 4b).

Festuca pallescens

- 1) junto con *P. ligularis* presentó niveles de plasticidad intermedios (en general mayores a los de *P. ligularis* y menores a los de *B. pictus*) (Cap. 2)
- 2) *F. pallescens*, luego de *B. pictus*, presentó la mayor mortalidad en condiciones de sequía (Cap. 2)
- 3) sus tasas de crecimiento potencial fueron menores a las de *P. ligularis* y mayores que las de *P. speciosa* (no difiere significativamente de ninguna de ellas) (Cap. 3)

Ecofisiología y habilidad competitiva

Se postula, en base a los resultados obtenidos, que las estrategias de *B. pictus*, *P. ligularis* y *P. speciosa* coinciden con los tres ejes formulados por Grime (1979): estrategias K, r y tolerante a estrés, respectivamente. Las tres especies de pastos mostraron diversidad funcional en la mayoría de las características asociadas al uso del agua. *B. pictus* posee una gran capacidad de ajuste fenotípico que le permite usufructuar los pulsos locales de disponibilidad de agua, traduciéndolos en crecimiento (gracias a su capacidad potencial de crecer cuando los recursos no limitan). Con sus altos valores de $RGR_{\text{máx}}$, mayor tamaño de semilla y mayor habilidad competitiva, esta especie funcionaría como estrategia “K” *sensu* Grime (1979) entre las especies del coironal. En contraposición, *P. speciosa* posee características fenotípicas más bien fijas (poco plásticas) asociadas a una economía más conservativa del agua. Esta especie es la única cuya biomasa total se mantiene constante aún bajo condiciones de sequía extrema, lo que logra mediante ajustes en partición con una disminución de la biomasa aérea y un aumento de la radical. La capacidad de tolerar sequía de esta especie, sin embargo, tiene asociado el costo de un bajo crecimiento en condiciones de buena disponibilidad de agua (debido a sus bajas tasas de crecimiento potencial). La estrategia de esta especie en el coironal concuerda con la estrategia de tolerantes a estrés *sensu* Grime (1979). Una tercera estrategia es la de *P. ligularis*: gracias a su elevada plasticidad en partición puede tolerar condiciones de sequía extrema, lo que

logra mediante una plasticidad intermedia en caracteres asociados con la producción de biomasa. Tiene valores comparables con *P. speciosa* en plasticidad global (bajos), lo que en combinación con sus altas tasas de crecimiento potencial, comparables con las de *B. pictus*, le permite capitalizar los recursos cuando están altamente disponibles. Posee las semillas y plántulas más pequeñas y livianas pero con la mayor cantidad de macollos. Esto sumado a su alta movilidad en el espacio gracias a su menor densidad y/o espesor de tejidos, la convierte en una especie colonizadora, una estrategia “r”, *sensu* Grime (1979).

F. pallescens fue la única especie estudiada exclusiva del festucal, y para ella se esperaban los rasgos más mesofíticos del grupo: la mayor plasticidad y el mayor $RGR_{m\acute{a}x}$. Sin embargo, se comportó como una especie intermedia en plasticidad y en crecimiento potencial. Comparando a *F. pallescens*, la especie dominante del festucal, con *P. speciosa*, la especie dominante históricamente en el coironal, la primera mostró mayor sensibilidad ante sequía (mayor plasticidad en la producción de biomasa total) y menor crecimiento potencial. Esto la ubica como una especie con un comportamiento similar al de *P. ligularis*: ambas son especies macolladoras, con macollos y semillas livianas (Cap. 2), poseen baja área foliar, y crecimiento potencial intermedio (Cap. 3). Por estas características, a pesar de que se trata de una especie que proviene de un ambiente con más disponibilidad de recursos (“más productivo”), se la podría ubicar en un lugar intermedio en el gradiente de xeromorfismo.

Tal como fue postulado por otros autores (Chapin 1980, Huston 1994, Bazzaz 1996), según los resultados presentados en este trabajo existe un compromiso entre una mayor tolerancia ante condiciones de estrés y una mayor capacidad de crecer cuando el recurso está disponible. Esto sugiere que la coexistencia y el éxito de las poblaciones están posibilitados por la diferenciación de nichos la cual sería el resultado de la diferenciación en el uso del recurso limitante.

En un mismo ambiente con condiciones de limitación hídrica como es el coironal, coexisten diversas especies pertenecientes a un mismo gremio. Estas especies presentaron importantes diferencias funcionales. Por un lado, *B. pictus*, la especie con mayor crecimiento potencial, que se ve comprometida en crecimiento e incluso en supervivencia cuando se encuentra en condiciones de sequía extrema. En el otro extremo estaría *P. speciosa* la especie con mayor capacidad de tolerar el déficit hídrico (manteniendo un desempeño relativamente constante aún en condiciones de sequía extrema), pero con poca capacidad de incrementar su crecimiento cuando los recursos se encuentran disponibles.

Analizando la ubicación relativa de las especies en nuestros ejes experimentales de $RGR_{m\acute{a}x}$ y plasticidad, los resultados presentados señalan que *P. ligularis* es una especie con sensibilidad intermedia a la sequía. Por un lado, es más sensible a sequía que *P. speciosa*, lo que fue claramente evidenciado por poseer mayor mortalidad que ésta en condiciones de sequía extrema (Fig. 2.10). Por el otro, debido a su tendencia de incremento de la partición hacia raíces con el aumento de la sequía, resultó ser más tolerante

al déficit hídrico que *B. pictus* (Fig. 2.8). *P. ligularis*, a su vez, produce un elevado número de macollos pero de menor costo de construcción: más livianos, con baja área foliar y con tejidos menos densos y/o espesos. Las causas de su éxito en la comunidad del coironal serían la elevada colonización (posibilitada por el gran número de semillas de pequeño tamaño), las tasas de crecimiento potencial elevadas, la poca inversión en crecimiento y la alta inversión en reproducción.

Habilidad competitiva y disponibilidad de recursos

Como plantearon Grime y Hunt (1975) y luego Chapin (1980) una de las principales ventajas de una baja $RGR_{m\acute{a}x}$ en ambientes pobres está vinculada con las bajas demandas de recursos que poseen estas especies, y como consecuencia estas especies no generan una marcada disminución en la disponibilidad de los recursos (especies con menor $RGR_{m\acute{a}x}$ generan menores "efectos" *sensu* Goldberg 1990 por consumo). Sin embargo, éstas son las mismas razones por las cuales un individuo con mayor $RGR_{m\acute{a}x}$ podría generar un gran efecto sobre la disponibilidad de recurso capturándolo más rápidamente. Por lo tanto, sus vecinos se verían más afectados en su desempeño dejando en evidencia la superioridad competitiva de la especie de mayor $RGR_{m\acute{a}x}$ (Poorter 1989). En pastizales de Norteamérica, se observó que un pasto invasor perenne superior competitivamente comenzó a desplazar a un pasto perenne nativo; en ese caso, los autores asociaron estos resultados a las diferencias en crecimiento potencial que presentaron las especies—el $RGR_{m\acute{a}x}$ (Eissenstat y Caldwell 1987).

En la estepa patagónica, según los resultados aquí presentados, *B. pictus*, con mayor $RGR_{m\acute{a}x}$, resultó competitivamente superior a *P. speciosa* en la mayoría de las condiciones estudiadas. En el coironal, una mayor absorción de agua traducida en mayor crecimiento sería posible para *B. pictus* bajo ciertos niveles de disponibilidad de agua. Estos resultados son consistentes con la mayor plasticidad que mostró *B. pictus* (Cap. 2) la cual le permite traducir los pulsos de agua extra en crecimiento. Es decir, con el agregado de agua (tratamiento riego) *B. pictus* presentó mayor agresividad, sin embargo sin el agregado de agua y para plantas más grandes de *P. speciosa* fue *B. pictus* la que se vió más afectada. Por tanto el desempeño de *B. pictus*, como ya se ha planteado de manera más general (Austin *et al.* 1985, Grubb 1985, Tilman 1988), depende de las condiciones del ambiente, es decir, de la disponibilidad neta de agua debida no sólo a factores abióticos como las precipitaciones sino también a factores bióticos como el consumo que hacen las especies vecinas.

Como se discutió en el Capítulo 1, desde este punto de vista tolerar la sequía implica tolerar la presencia de vecinos que consumen del mismo reservorio de agua y disminuyen así su disponibilidad. Acorde con esto, y basándose en que en todos los ambientes existe al menos un recurso limitante, Tilman (1982) asegura que las especies que coexisten siempre van a competir por algún recurso, y que el resultado de esta competencia estará determinado por la "concentración" (disponibilidad) que alcanza el recurso

limitante como consecuencia del propio consumo cuando la especie crece en monocultivo. A esta mínima concentración del recurso limitante compatible con la persistencia de una especie, Tilman la denominó el R^* (1986). Es decir, una especie tolerante a sequía logra persistir con niveles más bajos de disponibilidad del recurso limitante que una especie menos tolerante (la más tolerante tiene un menor R^*). La especie de menor R^* somete a las vecinas como resultado de su propio consumo, a niveles más bajos del recurso, y como resultado las desplaza competitivamente. Cuando *B. pictus* y *P. speciosa* compiten por agua en condiciones control (sin riego) es *P. speciosa* la que posee una mayor agresividad. A su vez, es también *P. speciosa* la que mantiene su crecimiento a niveles más bajos de disponibilidad de agua y es *B. pictus* la que presenta mayor disminución de crecimiento e incluso mayor mortalidad en sequía extrema (Cap. 2).

Antes se discutió la existencia de un compromiso entre crecimiento potencial y tolerancia a estrés, confirmado por nuestros resultados. Otro compromiso, aquel entre la capacidad de tolerar y la capacidad de competir (Grime 1979, Greiner La Peyre *et al.* 2001, Suding *et al.* 2003), se confirmaría sólo bajo ciertos niveles de disponibilidad del recurso limitante. La diferencia entre la disponibilidad de agua mínima promedio y el umbral R^* de la especie menos tolerante determinaría su éxito competitivo. Dentro de este marco conceptual, la evidencia aportada en este trabajo sugiere que *P. speciosa* logra el equilibrio de su población a niveles muy bajos de disponibilidad de agua, de esta manera, la disponibilidad de agua en relación con los valores umbrales de cada especie, determinados por sus propios R^* , son los que definirían el resultado de la competencia a mediano plazo.

“Movilidad” y variabilidad espacial

El coironal presenta dos tercios de su superficie ‘vacante’, es decir con suelo desnudo o cubierto con material muerto. Se espera que especies como *P. ligularis* y *B. pictus*, con una elevada $RGR_{m\acute{a}x}$, tengan una mayor capacidad para ocupar rápidamente ese espacio disponible y para consumir los recursos asociados a él que las especies con menor crecimiento potencial (e.g. Eissenstat y Caldwell 1987).

Para *B. pictus* la movilidad dentro de la comunidad estaría explicada por la dispersión vía semillas. Esta especie posee las semillas más pesadas de los pastos de la comunidad (Fernández *et al.* 2002); los arbustos funcionan como la principal barrera contra el viento proporcionando un lugar de anclaje para los propágulos protegido de la alta demanda atmosférica (facilitación; Aguiar *et al.* 1992, Aguiar y Sala 1994). El patrón espacial descrito para el coironal muestra una matriz formada por dos módulos: pastos esparcidos y arbustos con anillos de pastos a su alrededor (Soriano *et al.* 1994). Aguiar y Sala (1994) demostraron que cerca de estos arbustos con anillos de pastos, la emergencia y la supervivencia de plántulas de *B. pictus* es notoriamente baja (al igual que la disponibilidad hídrica en el suelo). Sin embargo, cerca de arbustos jóvenes, sin anillos, la facilitación posibilita la instalación y el crecimiento, dado que allí la competencia por agua superficial es menor. La persistencia de esta especie en la comunidad en el largo plazo se explicaría por la persistencia de las plantas de esta

población en los micrositios adecuados (Cap. 4), y esta persistencia de las plantas es consistente con el hecho de que sus tejidos son altamente costosos, poseen la mayor biomasa por macollo en comparación con las otras especies y la mayor biomasa total (Figura 2.7).

Por su parte *P. ligularis*, la especie con semillas más livianas es la especie de gramínea con mayor densidad de semillas en los espacios de suelo desnudo (Fernández *et al.* 2002). Su alta movilidad, entonces, está mediada por la colonización y por el reemplazo (Cap. 4). Esto la posiciona como una especie colonizadora con la capacidad de crecer y desarrollarse en diversos tipos de parches. Esta movilidad se encuentra facilitada por su elevada plasticidad, que le permite un mejor ajuste fenotípico ante las condiciones locales, como por ejemplo la instalación sobre suelo desnudo en donde es mayor la demanda atmosférica, mediante ajustes en la partición priorizando raíces (Cap. 2).

En el otro extremo, *P. speciosa* fue la especie con menor $RGR_{m\acute{a}x}$, la más estática, con valores de colonización intermedios y los de persistencia más bajos. En este caso la colonización se explica sobre todo por su crecimiento vegetativo. Se trata de una especie “macolladora” en todo el gradiente de disponibilidades (Fig. 2.7); produce una gran cantidad de macollos de menor biomasa (similares a los de *P. ligularis*), con los que avanza vegetativamente sobre suelo desnudo. Observaciones en condiciones naturales documentaron la dificultad de encontrar plántulas de *P. speciosa* (G. García Martínez, comunicación personal). Por su parte, la persistencia posiblemente esté asociada con una alta longevidad tanto de la planta como de sus hojas: la senescencia fue baja y constante a lo largo del gradiente de stress, acorde con sus bajos valores de $RGR_{m\acute{a}x}$. Indudablemente, se trata de una especie “típica de ambiente pobres” *sensu* Grime, que conserva sus recursos a través de la retención prolongada de sus hojas (Grime 1979, Chapin 1980, Chabot y Hicks 1982, Reich *et al.* 1992).

Variabilidad temporal

La variabilidad interanual en las precipitaciones ejerce un fuerte control sobre la población de *B. pictus*, el que se reforzaría en años secos por la presencia de vecinos con menores R^* (*P. speciosa*) y que, sumados, inciden sobre la instalación y la supervivencia. Cipriotti y Aguiar (2005) registraron para esta especie alta mortalidad, baja emergencia y bajo crecimiento en años secos; en su caso, estos parámetros se veían marcadamente reducidos por efecto de la competencia con especies del género *Pappostipa*. En años húmedos, no encontraron efectos sobre crecimiento y emergencia, y en el caso de la supervivencia ésta dependió de la identidad del vecino. Resultados similares fueron descriptos para especies de pastizales del hemisferio norte, donde especies como *Agropyron repens* y *Bromus inermis* resultaron ser más conspicuas en años secos mientras que *Alopecurus pratensis* resultó ser el pasto dominante en años húmedos (Rabotnov 1974 *vide* Grubb 1977).

Una combinación de micrositios adecuados (variabilidad espacial) y años húmedos (variabilidad temporal) le permitirían a *B. pictus* recuperar las pérdidas de macollos e individuos ocasionadas por los años secos: la especie

estaría ganando “territorio” en los años húmedos, y perdiéndolo en los años secos, tanto por el ambiente abiótico como el biótico (preeminencia de los competidores).

Por su parte *P. speciosa* (una especie que a diferencia de *B. pictus* no produce semillas todos los años) logra la persistencia de la población gracias a su alta longevidad asociada al casi nulo efecto del estrés hídrico sobre la supervivencia. Esta especie parece la mejor adaptada a condiciones de sequía extrema: posee la capacidad de ajuste en los caracteres que le confieren tolerancia (rasgos mecánicos) de forma tal que aquellos rasgos directamente asociados al fitness se mantienen constantes a lo largo del gradiente de disponibilidad de agua (Cap. 2). *P. speciosa* sería la especie menos dependiente de la variabilidad interanual en las precipitaciones cuando se trata de años secos; sin embargo, en años de precipitación elevados se generaría un efecto positivo sobre la población de *B. pictus*, que a través de la competencia afectaría el desempeño de *P. speciosa*.

Tres de las cuatro especies estudiadas fueron elegidas porque coexisten en una misma comunidad (el coironal o estepa arbustivo-graminosa del distrito occidental patagónico). Sin embargo, aún teniendo la coexistencia como dato, podemos ver a la composición de la comunidad del coironal como la resultante de las interacciones entre especies. Estas interacciones a su vez llevarían a una diferente representatividad en la comunidad estacionaria (Cap. 4). La especie más frecuente no es ni la más tolerante a sequía (*P. speciosa*) ni la de mayor $RGR_{m\acute{a}x}$ (*B. pictus*), como se hubiera esperado según el marco teórico propuesto por Tilman (1982) y por Grime (1979) respectivamente. La especie más conspicua resultó ser una de características intermedias: *P. ligularis*, con una tasa de crecimiento menor pero comparable con la de *B. pictus*, y con una tolerancia a sequía menor pero comparable con la de *P. speciosa*.

Coexistencia y Nicho Ecológico

En esta tesis se han estudiado diversas especies que coexisten en un sistema árido. Estos pastos han sido previamente caracterizados en el contexto de la comunidad como un grupo relativamente homogéneo (Soriano y Sala 1983, Soriano *et al.* 1987, Golluscio *et al.* 2005). En el sistema en donde crecen, se desarrollan y forman poblaciones relativamente estables, el principal factor limitante es el agua: sin embargo, la baja disponibilidad de nitrógeno, las bajas temperaturas y el viento también podrían ser factores de relevancia. Si estos pastos cumplieran los mismos roles ecológicos, es decir, si tuvieran una importante superposición de sus nichos, no sería posible la coexistencia (Gausse 1934). En este trabajo se han demostrado **diferencias funcionales** entre las especies en relación al uso del agua. ¿Esta diferencia funcional entre especies es indicadora de **diferenciación de nichos**? Más aún, confirmar diferenciación funcional de nichos en relación al agua ¿es suficiente para afirmar que gracias a eso es posible la **coexistencia**?

Para responder estas preguntas Silvertown (2004) propone un análisis en cuatro pasos, o requisitos de exigencia creciente. Nuestros resultados cumplen con dos de ellos. Uno es el paso 2, la demostración de segregación de las especies a lo largo de un eje de recursos, o eje ambiental. En este caso sería de disponibilidad de agua, revelada a través de la 'preferencia' diferencial de las especies por distintos microambientes y su posterior dinámica en ellos. Los resultados del Capítulo 4 muestran una ocupación diferencial de microambientes, que también se observa, aunque más indirectamente, en su dinámica temporal. El otro paso que consideramos cumplido es el 3, que plantea la existencia de compromisos entre caracteres. Según Silvertown la especialización de la especie determinada por estos compromisos, prevendría la superioridad competitiva de una especie en todo el rango de condiciones o de disponibilidades de recurso. Para éste se encontraron evidencias de que existe un compromiso tanto entre tolerar y crecer como entre competir y tolerar (Cap. 2 y 4). Estos elementos en conjunto señalan la existencia de una diferenciación de nichos entre especies en un eje que llamaremos "funcional" en relación al uso del agua

En la bibliografía existen diversos modelos que explican la coexistencia a través de la diferenciación de nichos. Por un lado los **modelos de equilibrio** proponen que las comunidades con especies que coexisten de manera estable se encuentran en un equilibrio competitivo puesto que no se observan cambios en la composición o estructura como resultado de la competencia (Pickett 1980). Según los **modelos de no-equilibrio** eventos bióticos como enfermedades o herbivoría en conjunto con eventos abióticos como el fuego o las tormentas de viento alteran ese equilibrio competitivo, y eso es lo que posibilita la coexistencia. Según los modelos de no-equilibrio estos eventos estarían ejerciendo un control sobre la población de la especie de mayor habilidad competitiva, permitiendo que especies competitivamente inferiores se establezcan o aumenten su densidad. Estos dos tipos de modelos distinguen la coexistencia basada en la división de recursos, que es permanentemente heterogénea en el espacio, es decir, la coexistencia basada en disturbios periódicos e impredecibles (Pickett 1980).

Los resultados de este trabajo muestran a una comunidad de pastos estable en el largo plazo, acorde con la que plantean los modelos de equilibrio: constante en composición y estructura. La especie menos abundante (*B. pictus*) es superiormente competitiva con caracteres que la favorecen cuando y donde hay una mayor disponibilidad de agua (micrositios y años húmedos). Esta ventaja competitiva se borra en el largo plazo por efecto de los años secos y los sitios desfavorables (que favorecen a las competidoras). La especie más abundante (*P. ligularis*) está controlada por la generación de *gaps* que puedan ser colonizados, y la especie de abundancia intermedia (*P. speciosa*) controlada por la competencia interespecífica y por su propia restricción genética en los años húmedos.

Como parecería suceder en general (Begon *et al.* 1987), la diferenciación evolutiva se produciría como resultado de dos fuerzas opuestas: por un lado, el ambiente abiótico impulsaría una convergencia en

las características de las especies; por el otro, como resultado de las adaptaciones de la especie a la presencia de vecinas, se producirían características divergentes. El balance entre estas fuerzas posiciona a cada especie en un sitio determinado sobre cada uno de los ejes del nicho. ¿Cuáles serían los ejes del nicho que estarían delimitando la separación entre especies? Según los resultados de este trabajo los ejes serían tres: el eje espacial, el eje temporal y el de requerimientos de agua.

Muchos autores han propuesto que la posibilidad de coexistencia es el resultado de diferencias de requerimientos entre especies y que estas diferencias resultan de la existencia de compromisos (Leibold 1995, Silvertown 2004). Los resultados presentados muestran la existencia de compromisos tanto entre competencia y tolerancia como los evidenciados por diferencias de plasticidad entre tolerancia y otros caracteres como crecimiento (Cap. 2 y 4). Los requerimientos de las especies, además, se pueden establecer de manera indirecta en base a la supervivencia y dinámica de las especies analizada en los capítulos 2 y 4. Como se planteó en la sección sobre habilidad competitiva, existe un parámetro propuesto por Tilman que evalúa de forma directa y precisa dichos requerimientos: el R^* . Determinar para cada especie este valor cuando el recurso limitante es el agua (" A^* "), permitiría conocer el nivel mínimo requerido de ese recurso, y de esa manera ubicar a cada especie sobre un eje de requerimiento hídrico.

Por lo tanto, para completar las evidencias que indican que la coexistencia de estos pastos es el resultado de diferenciación de nicho habría que completar el cuarto paso propuesto por Silvertown 2004 y que no ha sido incluido en este trabajo. Se trata del corrimiento del nicho efectivo en respuesta a la manipulación experimental de las poblaciones de especies competidoras. Una de las formas de evaluarlo es mediante la observación de cambios en las plantas (e.g en el sistema radical), asociados a la cercanía de especies competidoras mediante experimentos de remoción a campo (manipulando distancia e incluso disponibilidad de recurso mediante agregado de agua). Otra forma de evaluar corrimientos a escala poblacional sería mediante la utilización de test de sensibilidad con modelos de simulación (como los de Markov). El test de sensibilidad permite evaluar el efecto de la desaparición de una especie del sistema (mediante simulación) observando los cambios de dinámica de las restantes con dicha ausencia.

Se propone evaluar requerimientos de las especies

Tilman (1988), como se mencionó previamente, propuso un parámetro R^* , que representa la concentración que alcanza el recurso limitante como consecuencia del propio consumo cuando la especie crece en monocultivo. A^* conformaría la mínima disponibilidad de agua que asegura la persistencia de una especie. Para evaluar los requerimientos de agua de las especies de este sistema se propone la siguiente hipótesis: las especies más tolerantes a sequía poseen menores requerimientos de agua y por tanto tendrán un menor A^* que las especies menos tolerantes. Predicción: $A^*_{P. speciosa} < A^*_{P. ligularis} < A^*_{B. pictus}$. Experimentalmente, determinar el valor A^*

implica establecer el nivel de recurso hídrico en cual la biomasa de cada especie alcanza el equilibrio. Esto se lograría mediante un ensayo en condiciones controladas que permita realizar curvas de crecimiento y de senescencia en stands puros de cada una de las especies, en función de la disponibilidad de agua. La biomasa de equilibrio se alcanza cuando las curvas de crecimiento y de senescencia se cruzan. La disponibilidad hídrica a la cual ocurre dicha intersección corresponde al A^* de la especie.

Conclusiones

Los resultados obtenidos para las especies de pastos del coironal sugieren lo siguiente:

- **Existe un compromiso en la asignación de recursos entre crecimiento en condiciones cercanas al óptimo y tolerancia a sequía en condiciones de limitación.** La especie menos xeromórfica (*B. pictus*) tiene mayor crecimiento potencial que la especie más xeromórfica, la más tolerante a sequía (*P. speciosa*):

-La especie más plástica (*B. pictus*) tolera menos la sequía y paga el costo de su plasticidad con una mayor mortalidad en el extremo seco del gradiente;

-La especie menos plástica (*P. speciosa*) tolera más la sequía y paga el costo de su tolerancia con menor crecimiento en condiciones de buena disponibilidad de agua.

- **La especie más tolerante (*P. speciosa*) posee un desempeño similar en condiciones de buena disponibilidad de agua que en condiciones de estrés, lo que está mediado por el ajuste plástico de caracteres menos asociados al *fitness*.** Posee en general un mayor número de caracteres “fijos” (e.g. biomasa total) pero gran plasticidad en biomasa subterránea y partición.

- **La especie menos tolerante (*B. pictus*) pierde en la competencia con la más tolerante (*P. speciosa*) cuando la disponibilidad de agua es baja** independientemente de que la baja disponibilidad de agua sea causada por el tamaño de vecinas o por las bajas precipitaciones.

- **A diferencia de lo esperado, la especie proveniente de un ambiente con mayor disponibilidad de recursos no presentó la mayor plasticidad ni el mayor crecimiento potencial.** *F. palleescens* mostró valores intermedios en ambos parámetros, lo que demuestra que no es tanto la oferta de recursos la que determina su disponibilidad, sino el balance entre ésta y las demandas bióticas.

Los resultados obtenidos para las interacciones a largo plazo mediante modelos de Markov sugieren:

- La especie más representada en la comunidad climática (*P. ligularis*) no sería ni la más tolerante a sequía ni la de mayor crecimiento potencial;
- La especie más representada en la comunidad climática sería la especie más dinámica (*P. ligularis*).
- La colonización y el reemplazo, no la persistencia, son los parámetros que mejor explicarían la composición de la comunidad climática del coironal.

La diferenciación de estrategias, propuesta originalmente por Grime (1979) para explicar las características de las especies provenientes de ambientes contrastantes en disponibilidad de recursos, también parece explicar las estrategias de las especies que coexisten en un mismo ambiente. Como resultado de las fuerzas selectivas contrapuestas (convergentes por acción de la sequía y divergentes por presencia de competidoras) aparece una diferenciación de estrategias en el uso del agua. Estas diferencias de estrategia parecieran segregar a las especies en un eje de uso de agua generando una diferenciación funcional de nichos y posibilitando así la coexistencia.

Referencias

- Aaviksoo F. (1995) Simulating vegetation dynamics and land use in a mire landscape using a Markov model. *Landscape and Urban Planning* 31:129-142.
- Adler PB., Milchunas DG., Lauenroth WK., Sala OE. y Burke IC. (2004) Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: a test of grazing histories. *Journal of Applied Ecology* 41: 653–663.
- Aguiar MR. y Sala OE. (1994) Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* 70: 26-34.
- Aguiar MR. y Sala OE. (1998) Interactions among grasses, shrubs, and herbivores in Patagonian grass-shrubs steppes. *Ecología Austral* 8: 210-210.
- Aguiar MR., Soriano A. y Sala OE. (1992) Competition and facilitation in the recruitment of seedlings in Patagonian Steppe. *Functional Ecology* 6(1): 66-70.
- Alpert P. y Simms EL. (2002) The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology* 16: 285–297.
- Austin MP., Groves RH., Fresco LMF. y Kaye PE. (1985) Relative growth of six thistle species along a nutrient gradient with multispecies competition. *Journal of Ecology* 73: 667-684.
- Baker HG. (1972) Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53: 997-1010.
- Balster H. (2000) Markov chain models for vegetation dynamics. *Ecological Modelling* 126: 139-154.
- Bazzaz FA. (1996) Plant in changing environments: linking physiological, population, and community ecology. Cambridge University Press, Cambridge, England
- Beadle NCW. (1954) Soil phosphate and the delimitation of plant communities in eastern Australia. *Ecology* 35: 370-375.
- Begon M., Harper JL. y Townsend CR. (1987) *Ecología. Individuos, poblaciones y Comunidades*. Omega, SA. Barcelona.
- Bradshaw AD. (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plant. *Advances in Genetics* 13: 115-155.

Bradshaw AD., Chadwick MJ., Jowett D. y Snaydon RW. (1964) Experimental investigations into the mineral nutrition of several grass species: IV. Nitrogen level. *Journal of Ecology* 52 (3): 665-676.

Briggs GE. (1928) A consideration of some attempts to analyse growth curves. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 102: 280-285.

Briones O., Montaña C. y Ezcurra E (1996) Competition between three Chihuahuan desert species: evidence from plant size-distance relations and root distribution. *Journal of Vegetation Science* 7: 453-460.

Briones O., Montaña C. y Ezcurra E. (1998) Competition intensity as a function of resource availability in a semiarid ecosystem. *Oecologia* 116: 365-372.

Bryant JP., Chapin III SF. y Klein DR. (1983) Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357-368.

Casper BB., Forseth IN., Kempenich H., Seltzer S. y Xavier K. (2001) Drought prolongs leaf life span in the herbaceous desert perennial *Cryptantha flava*. *Functional Ecology* 15: 740-747.

Casper BB. y Jackson RB. (1997) Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 545-570.

Caswell H. (2001) Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Sinauer, Sunderland.

Chabot BF. y Hicks DJ. (1982) The Ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 229-259.

Chapin III SF. (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.

Chapin III SF. (1990) Effects of nutrient deficiency on plant growth: evidence for a centralized stress-response system. *British Society for Plant Growth Regulation* 21: 135-148.

Chapin III SF. (1991) Integrated responses of plants to stress. *BioScience* 41(1): 29-36.

Chapin III SF., Autumn K. y Pugnaire F. (1993) Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist* 142: 78-92.

Chapin III SF., Matson PA. y Mooney HA. (2002) Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer-Verlag, New York, USA

- Chapin III SF. y Shaver GR. (1985) Individualistic growth response of Tundra plant species to environmental manipulations in the field. *Ecology* 66(2): 564-576.
- Chapman DF. y Lemaire G. (1993) Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. *Proceedings of the XVII International Grassland Congress, Palmerston North and Rockhampton*, pp. 95-104.
- Chesson P., Gebauer RLE., Schwinning S., Huntly N., Wiegand K., Ernest MSK., Sher A., Novoplansky A. y Weltzin JF. (2004) Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* 141: 236-253.
- Cipriotti PA. y Aguiar M. (2005) Interspecific competition interacts with the spatial distribution of a palatable grass to reduce its recruitment. *Rangeland Ecology and Management* 58: 393-399.
- Clarkson DT. (1967) Phosphorus supply and growth rate in species of *Agrostis* L. *Journal of Ecology* 55: 111-8.
- Clements FE. (1929) *Plant competition: an analysis of community function*. Carnegie
- Coley PD., Bryant JP. Y Chapin III FS. (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230 (4728): 895-899.
- Coomes DA. y Grubb PJ. (2000) Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs* 70: 171-207.
- Connell JH. (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist* 122: 661-696.
- Connell JH. y Slatyer RO. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111(982): 1119-1144.
- Connolly J., Wayne P. y Bazzaz FA. (2001) Interspecific competition in plants: How well do current methods answer fundamental questions? *The American Naturalist* 157 (2): 107-125.
- Cooley AM., Reich A. y Rundel P. (2004) Leaf support biomechanics of neotropical understory herbs. *American Journal of Botany* 91(4): 573-581.
- Cornelissen JHC. (1999) A triangular relationship between leaf size and seed size among woody species: allometry, ontogeny, ecology and taxonomy. *Oecologia* 118: 248-255.

Coughenour MB. (1985) Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72: 852-863.

Craine JM. (2005) Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of Ecology* 93:1041-1052.

Crawley MJ. (2007) *The R book*. Wiley y Sons Ltd, England

Darwin C. (1859) *The origin of species*. J. Murray, London

De Wit (1960) On competition. *Verslagen Landbouwkundige Onderzoekingen* 66: 1-82.

DeWitt TJ., Sih A. y Wilson DS. (1998) Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 13(2): 77-81.

Eissenstat DM. y Caldwell MM. (1987) Characteristics of successful competitors: an evaluation of potential growth rate in two cold desert tussock grasses. *Oecologia* 71: 167-173.

Fernández RJ., Sala OE. y Golluscio RA. (1991) Woody and herbaceous aboveground production of a Patagonian steppe. *Journal of Range Managment* 44: 434-437.

Fernández RJ., Nuñez AH. y Soriano A. (1992) Contrasting demography of two Patagonian shrubs under different conditions fo sheep grazing and resource supply. *Oecologia* 91: 39-46.

Fernández RJ. y Reynolds JF. (2000) Potential growth and drought tolerance of eight desert grasses: lack of a trade-off? *Oecologia* 123: 90-98.

Fernández RJ., Golluscio RA., Bisigato AJ. y Soriano A. (2002) Gap colonization in the Patagonian semidesert: seed bank and diaspore morphology. *Ecography* 25: 336-344.

Fliervoet LM. (1987) Characterization of the canopy structure of Dutch grasslands. *Vegetatio* 70: 105-117.

Fowler NL. (1986) The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 17: 89-110.

Fransen B, DE Kroon H. y Berendse F. (2001) Soil nutrient heterogeneity alters competition between perennial grass species. *Ecology* 82 (9): 2534-2546

Fynn RWS., Morris CD. y Kirkman KP. (2005) Plant strategies and trade-offs influence trends in competitive ability along gradients of soil fertility and disturbance. *Journal of Ecology* 93: 384-394.

- Garnier E. y Laurent G. (1994) Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist* 128: 725-736.
- Garnier E., Cortez J., Bille GS., Navas ML., Roumet C., Debussche M., Laurent G., Blanchard A., Aubry D., Bellmann A., Neill C. y Toussaint JP. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary sucession. *Ecology* 85 (9): 2630–2637.
- Gaucherand S., Liancourt P. y Lavorel S. (2006) Importance and intensity of competition along a fertility gradient and across species. *Journal of Vegetation Science* 17: 455-464.
- Gause GF. (1934) *The struggle for existence*. Hafner, New York.
- Gianoli E. y González-Teuber M. (2005) Environmental heterogeneity and population differentiation in plasticity to drought in *Convolvulus chilensis* (Convolvulaceae). *Evolutionary Ecology* 19: 603–613.
- Givnish TJ. (1986) Biomechanical constraints on crown geometry in forest herbs. En: *On the economy of form and function*. Givnish TJ. (ed). Cambridge University Press, Cambridge, England
- Goldberg D. (1990) Components of resource competition in plant communities. In: *Perspectives on Plant Competition*. Grace y Tilman (eds) Academic Press.
- Goldberg DE. y Barton AM. (1992) Patterns and Consequences of Interspecific Competition in Natural Communities: A Review of Field Experiments with Plants. *The American Naturalist* 139(4): 771-801.
- Goldberg DE. y Scheiner SM. (1993) Anova and anconva: field competition experiments. In: *Design and analysis of ecological experiments*. Scheiner and Gurevitch, eds. CRC Press. Pp: 69-93.
- Golluscio RA., Deregibus VA. y Paruelo JM. (1998) Sustainability and range management in the Patagonian steppes. *Ecología Austral* 8: 265-284.
- Golluscio RA., Leon RJC. y Perelman S. (1982) Caracterización fitosociológica de la estepa del oeste de Chubut; su relación con el gradiente ambiental. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 21(1-4): 299-324.
- Golluscio RA., Oesterheld M. y Aguiar MR. (2005) Phenology of twenty five Patagonian species related to their life form. *Ecography* 28: 273–282.
- Golluscio RA. y Oesterheld M. (2007) Water use efficiency of 25 co-existing Patagonian species growing under different soil water availability. *Oecologia* 154: 207–217.

Grace JB. (1991) A clarification of the debate between Grime and Tilman. *Functional Ecology* 5(5): 583-587.

Graff P. (2009). Efecto de la competencia, la facilitación y el pastoreo sobre la estructura espacial y dinámica de la estepa patagónica. Tesis Doctoral. Escuela para graduados Alberto Soriano, FAUBA. Dirección de Tesis: Aguiar M, codirección de Tesis: Chaneton E.

Graff P., Aguiar MR. y Chaneton EJ. (2007) Shifts in Positive and Negative Plant Interactions along a Grazing Intensity Gradient. *Ecology* 88 (1): 188-199.

Greiner La Peyre M. K., E. Hahn, I. A. Mendelssohn, and J. B. Grace. 2001. The importance of competition in regulating plant species abundance along a salinity gradient. *Ecology* 82:62-69.

Grime JP. y Hunt R. (1975). Relative growth-rate: its range and adaptive significance in a Local Flora. *Journal of Ecology* 63: 393-422.

Grime JP. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.

Grime JP. (1979) Plant strategies and vegetation processes. Wiley and sons.

Grime JP., Hodgson JG. y Hunt R. (1988) Comparative plant ecology. Unwin, London

Grime JP., Hodgson JG. y Hunt R. (1996) Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. Unwin Hyman, London, England.

Gross KL. (1984) Effects of seed size and growth form on seedling establishment on six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology* 72: 369-387.

Grubb PJ. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107-145.

Grubb PJ. (1985) Plant populations and vegetation in relation to habitat disturbance and competition: problems of generalization. En: *The population structure of vegetation*. White J. (ed.) Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.

Haan CT. y Barfield BJ. (1971) Controlling the soil moisture environment of transpiring plants. *Plant and Soil* 35: 439-443.

Hackett C. (1967) Ecological aspects of the nutrition of *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. III. Investigation of phosphorus requirement and

response to aluminium in water culture, and a study of growth in soil. *Journal of Ecology* 55: 831-40.

Higgs DEB. y James DB. (1969) Comparative studies on the biology of upland grasses. I. Rate of dry matter production and its control in four grass species. *Journal of Ecology* 57: 553-63.

Hill FM., Witman JD. y Caswell H. (2004) Markov chain analysis of succession in a Rocky Subtidal community. *The American Naturalist* 164 (2): 46-61.

Hirata M. y Pakiding W. (2002) Dynamics in lamina size in a bahia grass (*Paspalum notatum*) pasture under cattle grazing. *Tropical Grasslands* 36: 180-192.

Hunt R., Nicholls AO. y Fathy SA (1987) Growth and root-shoot partitioning in eighteen British grasses. *Oikos* 50: 53-59

Isagi Y. y Nakagoshi N. (1990) A Markov approach for describing post-fire succession of vegetation. *Ecological Research* 5: 163-171.

Jankju-Borzelabad M. y Griffiths H (2006) Competition for pulsed resources: an experimental study of establishment and coexistence for an arid-land grass. *Oecologia* 148: 555-563.

Jurado E. y Westoby M. (1992) Seedling Growth in Relation to Seed Size Among Species of Arid Australia. *Journal of Ecology* 80(3): 407-416.

Kays S. y Harper JL. (1974) The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *Journal of Ecology* 62: 97-105.

Knoop WT. y Walker BH. (1985) Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. *Journal of Ecology* 73: 235-253.

Kowaljew E y Fernández RJ. (2011) Differential utilization of a shallow-water pulse by six shrub species in the Patagonian steppe. *Journal of Arid Environments* 75 (2): 211-214. doi:10.1016/j.jaridenv.2010.10.004

Kruckeberg AR. (1954) The ecology of serpentine soils. III. Plant species in relation to serpentine soils. *Ecology* 35: 267-74.

Lambers H., Chapin III SF. y Pons TL. (1998) *Plant Physiological Ecology*. Springer-verlag.

Lambers H. y Dijkstra P. (1987) A physiological analysis of genotypic variation in relative growth rate: Can growth rate confer ecological advantage? En: *Disturbance in Grasslands*. Van Andel J, Bakker JP, Snaydon RW (eds), Junk Publishers, Dordrecht.

Lambers H. y Posthumus F. (1980) The effect of light intensity and relative humidity on growth rate and root respiration of *Plantago lanceolata* and *Zea mays*. *Journal of Experimental Botany* 31: 1621-1630.

Leibold MA. (1995) The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76 (5): 1371-1382.

León RJC., Bran D., Collantes M., Paruelo JM. y Soriano A. (1998) Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8: 125-144.

Leva PE., Aguiar MR. y Oesterhled M. (2009) Underground ecology in a Patagonian steppe: Root traits permit identification of graminoid species and classification into functional types. *Journal of Arid Environments* 73: 428-434.

Liancourt P., Callaway RM. y Michalet R. (2005) Stress Tolerance and Competitive-Response Ability Determine the Outcome of Biotic Interactions. *Ecology* 86 (6): 1611-1618.

Lippe E., De Smidt JT. y Glenn-Lewin DC. (1985) Markov Models and Succession: A Test from a Heathland in the Netherlands. *Journal of Ecology* 73 (3): 775-791.

Loach K. (1970) Shade tolerance in tree seedlings. II. Growth analysis of plants raised under artificial shade. *New Phytologist* 69: 273-286.

Maseda P. y Fernández RJ. (2006) Stay wet or else: three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. *Journal of Experimental Botany* 57 (15): 3963-3977.

Marañón T. y Grubb PJ. (1993) Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in Mediterranean annuals. *Functional Ecology* 7 (5): 591-599.

Mazer SJ. (1989) Ecological, taxonomic, and life history correlates of seed mass among Indiana dune angiosperms. *Ecological Monographs* 59: 153-175.

Milchunas DG., Sala OE. y Lauenroth WK. (1988) A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist* 132(1): 87-106.

Miller TE., Burns JH., Munguia P., Walters EL., Kneitel JM., Richards PM., Mouquet N. y Buckley HL. (2005) A critical review of twenty years' use of the resource-ratio theory. *The American Naturalist* 165: 439-448.

Noy - Meir I. (1973) Desert ecosystems: environments and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 25-51.

- Oosterheld M. y Oyarzábal M. (2004) Grass-to-grass protection from grazing in a semi-arid steppe. Facilitation, competition, and mass effect. *Oikos* 107: 576-582.
- Parsons RF. (1968). Ecological aspects of the growth and mineral nutrition of three mallee species of *Eucalyptus*. *Oecologia Plantarum* 3: 121-36.
- Pickett STA. (1980). Non-equilibrium coexistence of plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107 (2): 238-248.
- Picon-Cochard C., Coll L. y Balandier P. (2006) The role of below-ground competition during early stages of secondary succession: the case of 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings in an abandoned grassland. *Oecologia* 148: 373-383.
- Poorter H. (1989) Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants. H. Lambers et al (eds). SPB Academic Publishing, Netherland
- Poorter H. y De Jong R. (1999) A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist* 143: 163-176.
- Poorter H. y Nagel O. (2000) The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 595-607.
- Poorter H. y Pothmann P. (1992) Growth and carbon economy of a fast growing and a slow-growing grass species as dependent on ontogeny. *New Phytologist* 120: 159-166.
- Poorter H. y Remkes C. (1990) Leaf area ratio and net assimilation rate of wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* 83: 553-559.
- Poorter H., Remkes C. y Lambers H. (1990). Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Physiology* 94: 621-627.
- Putz FE. y Canham CD. (1992) Mechanisms of arrested succession in shrublands-root and shoot competition between shrubs and tree seedlings. *Forest Ecology and Management* 49: 267-275.
- Quiroga RE., Golluscio RA., Blanco L. y Fernández RJ. (2009) Aridity and grazing as convergent selective forces: an experiment with an Arid Chaco bunchgrass. *Ecological Applications* 20:1876-1889.
- Reich PB., Walters MB. y Ellsworth DS. (1992) Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62 (3): 365-392.

Reich PB. (1998) Variation among plant species in leaf turnover rates and associated traits: implications for growth at all life stages. En: Inherent variation in plant growth: Physiological Mechanisms and Ecological Consequences. Lambers H., Poorter H. y Van Vuuren MMI. (eds) Leiden, Netherlands.

Reynolds JF., Kemp PR., Ogle K. y Fernández RJ. (2004) Modifying the 'pulse-reserve' paradigm for deserts of North America: precipitation pulses, soil water, and plant responses. *Oecologia* 141: 194–210.

Royer JM. (1987) Les pelouses des Festuco-Brometea. D'un exemple regional a une vision eurosiberienne: etude phytosociologique et phytogéographique. Dissertation. Université de Franche-Comte, Besançon, France.

Ryser P. y Lambers H. (1995) Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant and Soil* 170: 251-265.

Sala OE., Golluscio RA., Lauenroth WK. y Soriano A. (1989) Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia* 81: 501-505.

Saulescu NN., Kronstad WE. y Moss DM. (1995) Detection of genotypic differences in early growth response to water stress in wheat using the Snow and Tingey system. *Crop Science* 35: 928–931.

Semmartin M., Aguiar MR., Distel RA., Moretto AS. y Ghera CM. (2004) Litter quality and nutrient cycling affected by grazing-induced species replacements along a precipitation gradient. *Oikos* 107: 148- 160.

Schoener TW. (1983) Field Experiments on interspecific competition. *The American Naturalist* 122: 240-285.

Silvertown J. (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* 19 (11):605-611.

Silvertown J., Poulton P., Johnston E., Edwards G., Heard M. y Biss PM. (2006) The park grass experiment 1856-2006: its contribution to ecology. *Journal of Ecology* 94: 801-814.

Siddique KHM., Belford RK. y Tennant D. (1990) Root:shoot ratios of old and modern, tall and semi-dwarf wheats in a mediterranean environment. *Plant and Soil* 121: 89-98.

Snow MD. y Tingey DT. (1985) Evaluation of a system for the imposition of plant water stress. *Plant Physiology* 77: 602–607.

Soetaert K. y Herman PMJ. (2009) A Practical Guide to Ecological Modelling Using R as a Simulation Platform. Springer, Netherlands.

Soriano A. (1956) Los distritos florísticos de la Provincia Patagónica. *Revista de Investigación Agrícola* 10: 323-347.

Soriano A., Golluscio RA. y Satorre E. (1987) Spatial Heterogeneity of the Root System of Grasses in the Patagonian Arid Steppe. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 114 (2): 103-108.

Soriano A. y Sala OE. (1983) Ecological strategies in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio* 56: 9-15.

Soriano A. y Sala OE. (1986) Emergence and survival of *Bromus setifolius* seedlings in different microsites of a Patagonian arid steppe. *Israel Journal of Botany* 35 (2): 91-100.

Soriano A., Sala O. y Perelman SB. (1994) Patch structure and dynamics in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio* 111: 127-135.

Steinger T., Roy BA. y Stanton ML. (2003) Evolution in stressful environments II: adaptive value and costs of plasticity in response to low light in *Sinapis arvensis*. *Journal of Evolutionary Biology*. 16: 313–323.

Suding KN., Goldberg D. y Hartman KM. (2003) Relationships among species traits: separating levels of response and identifying linkages to abundance. *Ecology* 84: 1-16.

Sultan SE. (2000) Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5: 537–542.

Tansley AG. (1917) On competition between *Galium saxatile* L. (*G. hercynium* Weig.) and *Galium sylvestre* Poll. (*G. asperum* Shreb) on different types of soil. *Journal of Ecology* 5: 173-179.

Tilman D. (1982) Resource competition and community structure. En: *Monographs in Population Biology*. Princeton University Press, Princeton, England

Tilman D. (1984) Plant dominance along an experimental nutrient gradient. *Ecology* 65: 1445-1453.

Tilman D. (1986) Resources, Competition and the dynamics of plant communities. En: *Plant Ecology*. Crawley (ed.). Blackwell scientific publications, Oxford, England.

Tilman D. (1988) Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press.

Tilman D. (1990) Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition. En: *Perspectives on plant competition*. Grace JB. y Tilman D. (eds.). Academic Press, San Diego, CA.

Tilman D. y Wedin D. (1991) Dynamics of nitrogen competition between successional grasses. *Ecology* 72 (3): 1038-1049.

Usher MB. (1979) Markovian approaches to ecological succession. *Journal of Animal Ecology* 48: 413-426.

Usher MB. (1981) Modelling ecological succession, with particular reference o Markovian models. *Vegetatio* 46: 11-18.

Van Arendonk JJCM. y Poorter H. (1994) The chemical composition and anatomical structure of grass species differing in relative growth rate. *Plant, Cell & Environment* 17: 963–970.

Van Kleunen M. y Fischer M. (2005) Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166: 49–60.

Valladares F., Gianoli E. y Gómez JM. (2007) Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* 176: 749–763.

Valladares F., Martinez-Ferri E., Balaguer L., Perez-corona E. y Manrique E. (2000) Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytologist* 148: 79-91.

Valladares F. y Niinemets U. (2008) Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 237-257.

Wedin DA., Tieszen LL., Dewey B. y Pastor J. (1995) Carbon isotope dynamics during grass decomposition and soil organic matter formation. *Ecology* 76 (5): 1383-1392.

Welden CW. y Slauson WL. (1986) The intensity of competition versus its importance: an overlooked distinction and some implications. *Quarterly Review of Biology* 61: 23-44.

Wiegand T., Kissling WD., Cipriotti PA. y Aguiar MR. (2006) Extending point pattern analysis for objects of finite size and irregular shape. *Journal of Ecology* 94: 825-837.

Wookey PA., Atkinson CJ., Mansfield TA. y Wilkinson JR. (1991) Control of plant water deficits using the “Snow and Tingey system” and their influence on the water relations and growth of sunflower. *Journal of Experimental Botany* 42: 589–596.

Wotton JT. (2001a) Local interactions predict large-scale pattern in empirically derived cellular automata. *Nature* 413: 841-844.

Wotton JT. (2001b) Predictions in complex communities: analysis of empirically derived Markov models. *Ecology* 82: 580-598.

Wright IJ. y Westoby M. (1999) Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology* 87(1): 85-97.

Yahdjian L. y Sala OE. (2006) Vegetation structure constrains primary production response to water availability in the Patagonian steppe. *Ecology* 87 (4): 952–962.

Apéndice 1

Las 5 matrices de transiciones obtenidas cada una de un conjunto de 10000 coordenadas al azar

MATRICES DE TRANSICIÓN

SET 1		Estado inicial (2001)							
		arb	Bp	MM	O	Pl	Sh	Ps	SD
Estado final (2008)	arb	0,420	0,071	0,068	0,038	0,055	0,054	0,077	0,048
	Bp	0,010	0,214	0,023	0,017	0,012	0,029	0,015	0,012
	MM	0,226	0,143	0,260	0,125	0,165	0,182	0,182	0,134
	O	0,006	0,000	0,016	0,092	0,017	0,021	0,024	0,024
	Pl	0,096	0,143	0,110	0,121	0,229	0,153	0,098	0,155
	Sh	0,018	0,000	0,015	0,000	0,006	0,037	0,009	0,012
	Ps	0,027	0,071	0,049	0,092	0,033	0,029	0,105	0,058
	SD	0,197	0,357	0,461	0,517	0,483	0,496	0,490	0,558

SET 2		Estado inicial (2001)							
		arb	Bp	MM	O	Pl	Sh	Ps	SD
Estado final (2008)	arb	0,394	0,364	0,068	0,049	0,056	0,050	0,071	0,051
	Bp	0,008	0,091	0,019	0,004	0,008	0,017	0,015	0,014
	MM	0,241	0,182	0,231	0,137	0,175	0,193	0,190	0,142
	O	0,009	0,000	0,011	0,093	0,026	0,000	0,017	0,026
	Pl	0,091	0,091	0,133	0,110	0,209	0,146	0,115	0,159
	Sh	0,025	0,000	0,012	0,009	0,011	0,038	0,011	0,008
	Ps	0,033	0,000	0,057	0,084	0,048	0,096	0,106	0,053
	SD	0,198	0,273	0,469	0,515	0,468	0,460	0,475	0,548

SET 3		Estado inicial (2001)							
		arb	Bp	MM	O	Pl	Sh	Ps	SD
Estado final (2008)	arb	0,387	0,111	0,064	0,058	0,049	0,047	0,065	0,053
	Bp	0,012	0,222	0,017	0,008	0,011	0,031	0,015	0,011
	MM	0,230	0,111	0,223	0,143	0,163	0,203	0,197	0,137
	O	0,014	0,000	0,017	0,097	0,023	0,008	0,021	0,022
	Pl	0,089	0,222	0,133	0,093	0,198	0,137	0,096	0,152
	Sh	0,013	0,000	0,011	0,012	0,007	0,043	0,000	0,011
	Ps	0,035	0,000	0,062	0,100	0,049	0,055	0,101	0,057
	SD	0,221	0,333	0,472	0,490	0,500	0,477	0,505	0,558

		Estado inicial (2001)							
SET 4		arb	Bp	MM	O	Pl	Sh	Ps	SD
Estado final (2008)	arb	0,462	0,061	0,158	0,064	0,064	0,159	0,066	0,046
	Bp	0,002	0,030	0,003	0,000	0,001	0,000	0,002	0,001
	MM	0,042	0,099	0,102	0,043	0,070	0,071	0,075	0,074
	O	0,013	0,030	0,016	0,077	0,023	0,027	0,020	0,024
	Pl	0,074	0,114	0,136	0,098	0,176	0,071	0,071	0,119
	Sh	0,017	0,046	0,026	0,017	0,022	0,097	0,031	0,024
	Ps	0,037	0,053	0,052	0,051	0,044	0,018	0,098	0,053
	SD	0,352	0,568	0,509	0,650	0,600	0,558	0,638	0,660

		Estado inicial (2001)							
SET 5		arb	Bp	MM	O	Pl	Sh	Ps	SD
Estado final (2008)	arb	0,399	0,000	0,055	0,033	0,061	0,059	0,062	0,050
	Bp	0,006	0,444	0,009	0,009	0,018	0,027	0,026	0,012
	MM	0,237	0,222	0,253	0,136	0,164	0,177	0,207	0,134
	O	0,008	0,000	0,015	0,089	0,018	0,023	0,018	0,021
	Pl	0,073	0,111	0,132	0,145	0,222	0,140	0,101	0,147
	Sh	0,011	0,000	0,012	0,023	0,007	0,036	0,006	0,010
	Ps	0,043	0,000	0,049	0,079	0,040	0,050	0,117	0,058
	SD	0,222	0,222	0,475	0,486	0,471	0,489	0,463	0,569